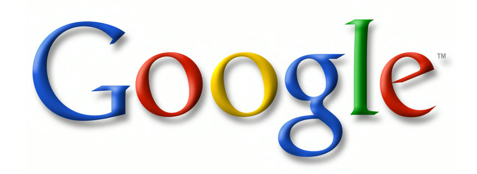
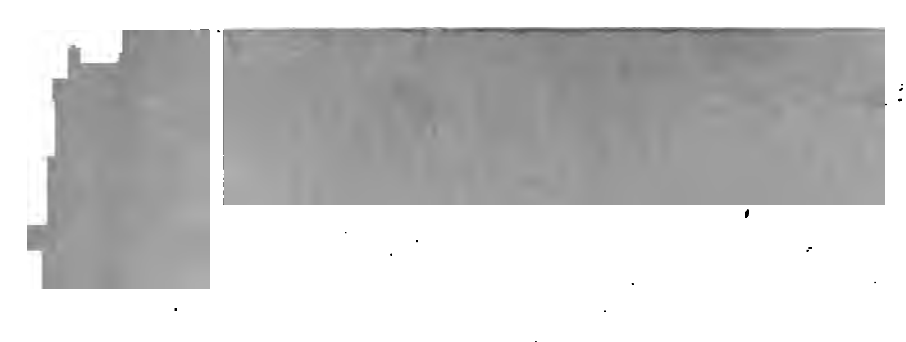






SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
SEMPER VIRENS
1885













DR. S. L. SCHENK.

LEHRBUCH DER EMBRYOLOGIE DES MENSCHEN

UND DER

WIRBELTHIERE.



LEHRBUCH

DER

EMBRYOLOGIE DES MENSCHEN

UND DER

WIRBELTHIERE

VON

DR. S. L. SCHENK

PROFESSOR AN DER K. K. UNIVERSITÄT
UND VORSTAND DES K. K. INSTITUTES FÜR EMBRYOLOGIE IN WIEN.

ZWEITE,
VOLLSTÄNDIG UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE.

MIT 518 ABBILDUNGEN.



WIEN UND LEIPZIG.
WILHELM BRAUMÜLLER
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER.
1896.

DRUCK VON FRIEDRICH JASPER IN WIEN.

VORREDE.

Auf dem Boden akademischer Vorlesungen entstanden, will dieses Buch eine Uebersicht über das Besitzthum der Entwicklungsgeschichte geben. Seit dem Erscheinen seiner ersten Auflage (Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere, Wien 1874) hat das allgemeine Interesse an der Embryologie stetig zugenommen. Das Studium der Entwicklungsvorgänge in der Thierwelt hat auf die verschiedensten Disciplinen der Naturwissenschaften anregend und fördernd gewirkt; den Umschwung unserer Anschauungen in der normalen und in der pathologischen Gewebelehre verdanken wir zum guten Theile der Embryologie, und eine grössere Zahl pathologischer Vorkommnisse ist erst durch die Kenntnis des normalen Bildungsprocesses verständlich geworden.

Die neue Richtung, welche durch die Arbeiten von *Roux* der embryologischen Forschung gewiesen wurde, verspricht uns weitere wichtige Aufschlüsse über das Werden des Körpers und seiner Theile, und die Studien von *van Beneden, Boveri, Fol, Flemming, Hertwig, Weismann* haben das vielumstrittene Problem der Befruchtung und der Vererbung unserem Verständnisse näher gebracht. Der Verfasser hat sich bemüht, den verschiedenen Strömungen, welche heute in der Entwicklungsgeschichte herrschen, Rechnung zu tragen und auch die Physiologie des Embryos mit in den Rahmen des Buches zu ziehen.

Der Förderung entsprechend, welche die Embryologie Dank den Arbeiten von *Hatschek, Heider, Korschelt, Kowalewsky, Metschnikoff, Salensky* u. a. durch das Studium der Entwicklung wirbelloser Thiere erfahren hat, ist jedem Abschnitt ein kurzer Abriss der bezüglichen Entwicklungsverhältnisse bei den Wirbellosen angefügt. Dadurch sind vielfache Hinweise auf Analoga in der Entwicklung höherer und

niederer Thiere möglich geworden, welche den stufenweisen Fortschritt in dem Aufbau der Organe erkennen lassen.

Die langjährige Beschäftigung des Verfassers mit beinahe allen Abschnitten der Entwicklungsgeschichte, wie sie auch in den zwölf Heften der »Mittheilungen aus dem Embryologischen Institute der k. k. Universität Wien« zum Ausdrucke gekommen ist, hat der Darstellung vielfach ein subjectiveres Gepräge gegeben, als es vielleicht sonst in Lehrbüchern üblich ist; nichtsdestoweniger glaubt der Verfasser, die Literatur der letzten Jahre in genügender Weise verwertet zu haben, und hofft, dass ihm keine der bedeutenderen Arbeiten entgangen ist, wie er auch die vorzüglichen Werke von *Balfour-Foster, Bergh, Bonnet, Duval, His, Kölliker, Korschelt-Heider, Minot, Prenant, Preyer, Romiti* und *Schäfer* entsprechend benützt hat. Sein Bestreben, ein möglichst vollständiges Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere zu geben, hat bei der Verlagshandlung ein verständnisvolles Entgegenkommen gefunden, und er erlaubt sich deshalb, ihr seine volle Anerkennung und seinen Dank auszudrücken.

Die in Holzschnitt ausgeführten Abbildungen der früheren Auflage wurden auch für die neue Ausgabe verwendet; dazu kam eine beträchtliche Zahl neuer Zeichnungen, welche theilweise nach eigenen Präparaten, theilweise nach Vorlagen aus fremden Werken auf photozinkographischem und chemigraphischem Wege hergestellt wurden.

Der Entwicklungsgeschichte neue Freunde zuzuführen, ist die Aufgabe des Buches; es sucht diese Freunde nicht nur unter den Studierenden der Medicin und unter den Aerzten, sondern unter allen, welche für Naturerkennen Sinn haben und an Naturwissenschaft Freude empfinden.

Naggl am Weissensee in Kärnten, September 1895.

Schenk.

INHALT.

Corrigenda.

Pag. 129, Fig. 129: fehlt bei einer Weisungslinie die Bezeichnung »Nabelblasenstiel«.

» 151, » 156: statt »Splanchnisches Blatt« soll es »Somatisches Blatt« heissen.

» 204, Zeile 13 von oben: statt »sie« soll es »diese« heissen.

» 213, » 3 » » : statt »allen« lies »vielen«.

» 228, Fig. 210: fehlt bei einer Weisungslinie die Bezeichnung »Cylinderepithel im Geruchsgrübchen«.

» 688, Zeile 16 von oben: statt »der arteriellen etc.« soll es heissen »des arteriellen«.

Einleitung.

Die Vergänglichkeit ist das gemeinschaftliche Los der gesammten organischen Welt. Dieses Los hätte offenbar zum Aussterben der organischen Welt geführt, oder es hätte die Schöpfung von Neuem erfolgen müssen, wenn nicht ein jedes Individuum ausser den physiologischen Functionen, die zur Erhaltung seiner Individualität nothwendig sind, noch mit einer besonderen Function ausgestattet worden wäre, vermöge welcher es im Stande ist, seine Gattung zu erhalten. Diese Function ist die Zeugung.

Durch die Zeugung vermag das Individuum einen Theil seines Organismus innerhalb oder ausserhalb des mütterlichen Bodens oder an demselben unter derartig günstige Bedingungen zu bringen, dass dieser kleine Theil des mütterlichen Organismus sich fortentwickeln kann, bis er dem Mutterorganismus ähnlich ist und wie dieser sich selbständig erhält. Wie immer auch der vom Mutterboden getrennte Theil zur Entwicklung gelangt, sei es durch Theilung oder durch Knospung oder auf geschlechtlichem Wege, in allen Fällen werden an ihm eine Reihe von Vorgängen beobachtet, deren Zusammenstellung uns eine Einsicht in den Aufbau des Organismus verschafft.

Mit Rücksicht auf den gegenwärtigen Stand der Zoologie unterscheidet man Protozoen und Metazoen. Die Protozoen lösen sich als einzellige Organismen vom Mutterthiere ab und stellen selbständige Thiere dar. Im Gegensatze zu diesen stehen die Metazoen oder Keimblattthiere, bei denen das vom mütterlichen Organismus losgelöste Stück nicht in Form einer einzigen Zelle persistiert; aus der mütterlichen Zelle entstehen nach der Befruchtung mehrere Zellen, welche gemeinschaftlich während des Entwicklungsganges durch Arbeitstheilung zu dem Aufbau des Organismus zusammen-

wirken. Jede Zelle gibt hier ihr individuelles Recht auf und wirkt im Zellenstaate in der Weise, dass ihr bei der Differenzierung der Gewebe und bei der Erfüllung der physiologischen Function des Organismus eine bestimmte Aufgabe zufällt; dadurch erhalten solche Individuen eine höhere Leistungsfähigkeit.

Die Protozoen bewahren die Zellindividualität auch dann, wenn sie sich zu Colonien vereinigen, und die Zellen der Colonie sind vollständig gleichartig. Nur bei einzelnen Arten, wie bei Pandorina und bei Volvox, zeigt sich ein Uebergang der protozoischen Zellindividualität zu der den Metazoen eigenthümlichen Zelldifferenzierung, indem einzelne Zellen der Colonie zu Geschlechtszellen (Eizellen oder Samenzellen) werden, während die anderen Zellen rein vegetativ sind.

Die Entwicklungsgeschichte bezieht sich theils auf die Schilderung der anatomischen und physiologischen Vorgänge in der Entwicklung des Einzelindividuums, theils auf die Entwicklung der ganzen Stämme; man spricht daher mit *Haeckel* von einer Ontogenie der Bionten und von einer Phylogenie der Stämme.

Die Entwicklungsgeschichte der organischen Individuen bespricht die Formen, welche die Individuen während der ganzen Zeit ihrer Existenz durchlaufen, von ihrer Entstehung an bis zu ihrer Vernichtung. Die Entwicklungsgeschichte in diesem weiten Umfange theilt sich daher in drei Abschnitte, die Entstehung des Einzelindividuums, die Formveränderungen auf der Höhe des Lebens und die rückschreitenden Veränderungen gegen Ende des Lebens. Von diesen drei Abschnitten werden wir nur den ersten, die Anaplasis oder Aufbildung, besprechen, welche die Entwicklungsgeschichte im engeren Sinne, die Embryologie, umfasst. Sie lehrt uns die anatomischen Formveränderungen, welche der Organismus von seinem ersten Entstehen bis zur Beendigung der embryonalen Periode durchmacht, und die Entwicklungsweise seiner physiologischen Functionen. Die beiden anderen Abschnitte, die Metaplasis oder Umbildung, und die Kataplasis oder Rückbildung, bilden den Gegenstand anderer Zweigwissenschaften.

Das Ei.

In der frühesten der Beobachtung zugänglichen Bildungsperiode sind die Elemente, aus denen sich der Organismus aufbaut, nichts anderes, als Einzelzellen, als Elementarorganismen, welche sich aber von den gewöhnlichen Zellen dadurch unterscheiden, dass sie durch die Befruchtung zu Veränderungen angeregt werden, welche wir bei den übrigen Zellen nicht vorfinden; man bezeichnet diese eigenthümlichen Zellen als Eier (Ovula); sie sind die weitaus grössten Zellen des thierischen Körpers.

Wir unterscheiden an den Eizellen einen Zellkern (Keimbläschen), einen Zellleib (Dottersubstanz) und eine Zellmembran (Dottermembran).

Von den meisten Thieren, wie von den Fischen, Amphibien, Vögeln und den wirbellosen Thieren, war es seit jeher bekannt, dass sie in ihrem primitiven Zustande die Gestalt von Eiern haben. Von den Säugethieren und dem Menschen konnte man das erst im Jahre 1827 aussagen, nachdem die Untersuchungen des genialen Meisters in der Embryologie, *Ernst v. Baer*, es aufs Deutlichste dargethan hatten, dass auch der Mensch und das Säugethier aus Eiern entstehen.

Zwar vermuthete man bereits früher das Bestehen von Eiern im Eierstocke des Menschen, und man war längere Zeit der Ansicht *v. Graaf's*, dass der sogenannte *Graaf*'sche Follikel das Ei ausmache. Später herrschte die Meinung, welche in *Prevost* und *Dumas* ihre Vertreter fand, dass nicht der *Graaf*'sche Follikel als Ganzes das Eichen des Menschen und der Säugethiere darstelle, sondern die Flüssigkeit, welche sich im *Graaf*'schen Follikel vorfindet, das erste Bildungsmaterial des künftigen Thieres sei. Erst die Entdeckung des Menschen- und Säugethiereies konnte uns aller Zweifel überheben.

An jedem Ei unterscheidet man die ernährende und die bildende Substanz. Die bildende Substanz wird als Eiprotoplasma (*van Beneden*) bezeichnet; aus ihr bildet sich der Embryonalleib; sie besteht aus einer feinkörnigen Masse, welche in einer homogenen Grundsubstanz liegt und sich vom Protoplasma der Zellen nicht unterscheidet.

1*

Die ernährende Substanz wird als Deutoplasma (*van Beneden*) bezeichnet. Sie liefert die Nahrungsbestandtheile entweder für die ganze Dauer der Entwicklung oder für einen Abschnitt der Entwicklungszeit. Bei den verschiedenen Eiern ist das Deutoplasma verschieden geformt; es enthält grössere oder kleinere Körnchen, Fetttröpfchen, grössere zellenähnliche, aus einer feingranulierten Masse bestehende Gebilde und organische Substanzen in krystallinischen Formen. Manchmal findet man diffus an den verschiedenen Elementen einen Farbstoff, der grünlichgelbe bis rothe Färbungen veranlasst, oder der Farbstoff ist in herdartige Körnchengruppen abgelagert.

Beide Bestandtheile, das Protoplasma und das Deutoplasma, sind in der verschiedensten Art angeordnet. Bei einigen Eiern ist das Deutoplasma nur wenig ausgebildet und ziemlich gleichmässig im Protoplasma vertheilt oder stellenweise in Form grösserer Körnchen angehäuft, so dass die Masse des Protoplasmas grösser als die des Deutoplasmas ist. Embryonen aus solchen Eiern müssen während der Entwicklung bald in die Lage kommen, sich ihre Nahrung selbständig verschaffen zu können, oder sie müssen mit dem Mutterboden behufs der Ernährung in Verbindung treten. Bei einer zweiten Reihe von Eiern ist das Deutoplasma in grösserer Menge vorhanden als das Protoplasma. Die Embryonen empfangen während ihrer Entwicklung ihr Nahrungsmaterial aus dem Deutoplasma. Man beobachtet an den Eiern dieser Reihe eine vollständige Trennung des Protoplasmas und des Deutoplasmas und kann mit Rücksicht auf deren gegenseitige Stellung verschiedene Formen unterscheiden; das Deutoplasma ist entweder in einem peripheren Abschnitte abgelagert, wie bei den Wirbelthieren, vielen Mollusken und Würmern (telolecitale Eier oder Eier mit randständigem Deutoplasma), oder das Deutoplasma liegt in der Mitte des Eies, so dass das Deutoplasma von dem Bildungsmaterial umgeben wird, wie man es besonders bei den Eiern der Insecten und vielen Crustaceen sieht (centrolecitale Eier oder Eier mit mittelständigem Deutoplasma). Als alecitale Eier hat man jene Eier bezeichnet, welche keinen gesonderten Nahrungsdotterabschnitt besitzen, in denen also der Nahrungsdotter im Bildungsdotter vertheilt liegt.

Schon die älteren Forscher in der Embryologie nahmen Rücksicht auf verschiedene Bestandtheile des Eies und unterschieden, wie es *Reichert* vorschlug, Eier mit Bildungsdotter und Eier

mit Bildungs- und Nahrungsdotter. Dass es Eichen gebe, welche keinen Nahrungsdotter besitzen, wurde früher allgemein angenommen; nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen müssen wir annehmen, dass sich in jedem Ei sowohl Bildungs- als auch Nahrungsdotter befinden.

Remak bezeichnete jene Eier, welche ganz in den Bildungsprocess einbezogen werden, und deren Gesammtmasse sich an dem Aufbau des Thierleibes betheiligt, als holoblastische Eier; jene Eier, welche ausser dem zum Aufbau des Embryos nothwendigen Theile noch Nahrungsmaterial enthalten, welches nicht direct zum Aufbau des Thierleibes verwendet wird, bezeichnete er als meroblastische Eier.

Nach dem Orte, an dem sich die Eier entwickeln, und nach ihrer Zellenanzahl unterscheidet man sie ferner in einfache und zusammengesetzte Eier. Entwickelt sich das Ei aus einer Zelle im Eierstocke, wie bei den Wirbelthieren und vielen Wirbellosen, so haben wir ein einfaches Ei vor uns. Wenn aber die im Keimstocke gebildete Eizelle auf dem Wege nach der Ausmündung des Eileiters von dem Dotterstocke, an dem sie vorüberzieht, Nahrungsstoffe in Form umgewandelter Zellen des Dotterstockes aufnimmt, so entsteht ein zusammengesetztes Ei, welches durch die Verbindung der beiden Zellarten opak geworden ist.

Bezüglich der Art der Eibildung kann man eine solitäre und eine folliculäre Eibildung unterscheiden. Bei der solitären Eibildung lösen sich die Zellen einzeln vom Keimepithel und wandeln sich zu den Eizellen um, wie man es bei Wirbellosen findet; bei der folliculären Eibildung werden nicht alle Zellen des Keimepithels in Eizellen umgewandelt, sondern es bilden sich Gruppen von Zellen, von denen nur eine einzige zur Eizelle wird, während die übrigen Zellen theilweise als Hüllen, theilweise als Nahrungsmaterial verwendet werden.

Das Keimbläschen des Eies zeigt den Bau eines Zellkernes, nämlich eine Kernmembran, einen Kernsaft, ein Kerngerüst und ein oder mehrere Kernkörperchen (Keimflecke). Der Kern liegt am reifen Ei stets excentrisch; man bezeichnet jenen Pol des Eies, dem der Kern näher liegt, als den animalen Pol und nennt den gegenüberliegenden Pol den vegetativen Pol.

Der Zellleib des Eies enthält den Dotter, der bald in Form von Körnchen (Dotterkörnchen), bald in Krystallform (Dotter-

plättchen), bald in Form von Tropfen eingelagert ist. Der Dotter wird meist als Ausscheidungsproduct der Zellen aufgefasst. Von der Menge des eingelagerten Dotters hängt die Grösse des Eies ab; bei den Säugethieren sind die Eier dotterarm und dementsprechend sehr klein, während sie bei den übrigen Wirbelthieren dotterreich sind und eine bedeutende Grösse erreichen. Manchmal erhalten die Dotterelemente eine eigenthümliche Gestalt; so haben sie im Ei von Hydra eine zellenähnliche Gestalt (Pseudozellen).

Die Zellmembranen (Dotterhäutchen) fehlen nur bei sehr wenigen Eiern, so bei manchen Hydromedusen und Spongien; ihre Dicke und ihre Beschaffenheit schwankt in sehr weiten Grenzen; sie sind bald einfache structurlose Häutchen, bald aber besitzen sie zahlreiche radiäre Poren. Die Poren dienen entweder zur Aussendung von pseudopodienartigen Fortsätzen des Eies, wie bei Toxopneustes, oder sie nehmen Fortsätze des um die Zelle herumliegenden Epithels auf, wie dies für die Wirbelthiere zu gelten scheint; man bezeichnet die von Poren durchsetzte umhüllende Membran als Zona radiata.

In vielen Fällen findet man in der Dottermembran eine verhältnismässig weite Oeffnung (Mikropyle), welche theilweise dazu dient, dem befruchtenden Spermatozoon den Weg in die Eizelle zu eröffnen, theilweise die Aufgabe hat, während der Reifung des Eies Nahrungsstoffe eintreten zu lassen.

Neben dem von dem Ei selbst abgeschiedenen Dotterhäutchen finden sich bei vielen Eiern noch weitere Hüllen, welche man als secundäre Eimembranen bezeichnet, zum Unterschiede von der primären Dottermembran. Ein Beispiel von secundären Eimembranen gibt das Vogelei, dessen Dotter zunächst von Eiweissmassen mit spiraligen Eiweissschnüren (Chalazien) und weiter von äusseren, häutigen und kalkigen Schalen umgeben ist. Bei jenen Eiern, welche sich im Follikel entwickeln, wird von den Zellen des Follikels eine Hülle für das Ei ausgeschieden, welche man als Chorion bezeichnet; diese Hülle ist meist zart, manchmal aber derb und kann sogar, wie bei den Insecten, sehr verschiedene Reliefzeichnungen besitzen.

Bei einigen Wirbellosen, wie bei den Plattwürmern, umschliesst die secundäre Eihülle neben der Eizelle auch ein secundäres Nahrungsmaterial in Form von Dotterzellen, welche sich von den

sogenannten Dotterstöcken abstossen. Bei anderen Wirbellosen, wie den Hirudineen und Oligochaeten, werden mehrere Eier gemeinschaftlich von einer secundären Eihülle umgeben.

Um die Eichen der Metazoen zu demonstrieren, braucht es im Allgemeinen keiner besonderen Vorsicht und Fertigkeit, da ein Jeder bei der nöthigen Kenntnis der Anatomie der bezüglichen Thiere bald das eine oder andere Ei aus dem Eierstocke entfernen kann. Nur ist zu beachten, dass man in jenen Eierstöcken, wo sich kleinere durchsichtige Eier neben grösseren undurchsichtigen Eiern vorfinden, die kleinsten Eichen der mikroskopischen Untersuchung erst dann unterziehen kann, wenn man die grösseren entfernt hat, wobei zuweilen eine Zertrümmerung der letzteren stattfindet. Um die einzelnen Trümmer nicht störend wirken zu lassen, ist es nothwendig, das Stück des Eierstockes sammt den Resten der Trümmer in 1 % Kochsalzlösung auszuwaschen. Hierauf wird das Präparat ausgebreitet und in gewöhnlicher Weise der mikroskopischen Untersuchung unterzogen.

Um aus dem Eierstocke des Menschen und anderer Säugethiere Eier zu entnehmen, schneidet man an einem frischen Ovarium die grössten Follikel seitlich mit einem spitzen Messer an, bringt die austretende Flüssigkeit auf einen Objectträger, streift mit einer Nadel sorgfältig über die Wand des Follikels, legt das Epithel sammt dem darin eingebetteten Eichen auf den Objectträger in den Liquor folliculi und bedeckt es mit einem Deckgläschen. Aus gefrorenen Stückchen des Ovariums kann man mit Hilfe des Mikrotoms Durchschnitte anfertigen, an denen sich die Eichen schön studieren lassen.

Die Eier in verschiedenen Stadien der Reife innerhalb des Eierstockes werden auf Durchschnitten aus gehärteten Eierstöcken unter Anwendung verschiedener Farben untersucht. Man benützt zur Härtung verschiedene Härtungsmittel, wie sie in der histologischen Technik gebraucht werden.

Die Untersuchung des Grundmaterials zum Aufbau der Thiere zeigt, dass der protoplasmatische Antheil, aus dem sich das künftige Individuum entwickelt, aus dem mütterlichen Thiere stammt. Nur scheint das Protoplasma im Ei noch nicht Vorgänge durchmachen zu können, durch welche die vitalen Eigenschaften bemerkbar würden. Wir finden allerdings bei dem Ei der Hydra amöboide Be-

wegungen, welche aber nur mit der Reife des Eies zusammenzuhängen scheinen, und die nicht mit der Ausbildung des künftigen Individuums in Verbindung stehen. Es muss vielmehr angenommen werden, dass das Protoplasma sich vorübergehend in einem Stillstande befindet, bis das Ei soweit ausgebildet ist, um befruchtungsbedürftig zu sein; dann erst kann es zur neuen Thätigkeit angeregt werden. Immerhin bleibt das ruhende Protoplasma des Eies eines der ersten ontogenetischen Merkmale des lebenden Organismus, und somit ist das Zellenstadium das erste Stadium der Entwicklung der Thiere. Während desselben sind die Eichen derjenigen Thiere, bei denen die Befruchtung ausserhalb des Thierkörpers stattfindet, durch ihre Umhüllungen vor äusseren Einflüssen geschützt. Bei anderen Thieren sind wieder die Bedingungen innerhalb des Thierkörpers derart günstig gestaltet, dass jede äussere Schädlichkeit vom Ei abgehalten wird. Bei Wirbellosen treten manchmal sehr zarte Eihüllen auf, welche noch durch Poren und Mikropylen schwächer werden, so dass scheinbar dem Ei jede Stütze genommen wird; die Biegsamkeit und die Elasticität dieser Umhüllungen genügt aber vollkommen zum Schutze des Protoplasmas vor Schädlichkeiten. Die Umhüllungen erlauben aber doch, die Respiration und die Bewegung, sowie die übrigen Functionen des Stoffwechsels des Protoplasmas zu unterhalten, ja sie ermöglichen sogar ein geringes Wachsthum innerhalb der Eihüllen.

Die Eizelle besteht ursprünglich nur aus Bildungsdotter, in welchen erst allmälig Nahrungsdotter eingelagert wird; man stellt sich vor, dass die Eizelle selbst aus den aufgenommenen flüssigen Nährstoffen die geformten Elemente des Nahrungsdotters zu bilden vermag; die Ausscheidung derselben, welche fast allgemein im Ovarium vor sich geht, erfolgt in der Nähe des Keimbläschens, und von hier aus geschieht die Vertheilung über das ganze Ei. Bei einigen Anneliden wird der Nahrungsdotter erst ausgeschieden, nachdem das Ei aus dem Ovarium in die Bauchhöhle ausgetreten ist. Meist besteht der Nahrungsdotter aus sehr kleinen Elementen, welche sich aus Eiweissstoffen allein oder aus Eiweissstoffen und Fetten zusammengesetzt erweisen; in manchen Fällen treffen wir den Nahrungsdotter als homogene Eiweissmasse mit einem eingelagerten Oeltropfen (Knochenfische), in anderen Fällen als eine glasige oder gallertartige, die Hohlräume des Bildungsdotters ausfüllende Masse

Rippenquallen, Medusen). Bei Hydra sind die Nahrungsdotterelemente (Pseudozellen) durch das ganze Ei verbreitet, ähnlich bei Lineus gesserensis.

Das Ei des Menschen und der übrigen Säugethiere.

Das reife Ei des Menschen und der Säugethiere hat (abgesehen von den mit bedeutenden polständigen Nahrungsdotter versehenen Eiern des Schnabelthieres und des Ameisenigels) eine rundliche, bläschenförmige Gestalt und misst ungefähr 0·2 *mm* im Durchmesser. Um dasselbe herum findet man mehrere Reihen von cylindrischen Zellen (Follikelepithel), die radiär zum Eichen gestellt sind, und nur die Reste von jenen Gebilden darstellen, die innerhalb des *Graaf*'schen Follikels das Ei umgaben. Sie haben ein feinkörniges Protoplasma und einen oblongen hellen Kern, in dem sich einige Körnchen finden, und verleihen dem Eichen bei schwacher Vergrösserung ein Aussehen, als wenn es mit einem radiär gestreiften Saume umgeben wäre. Gelingt es, das Follikelepithel durch leichten Druck auf das Deckgläschen fortzuschaffen, so gelangt man auf eine bandartige, helle, gleichmässige Schichte, die das Ei umgibt (Zona pellucida oder Membrana vitellina, Oolemma). Auch diese Schichte zeigt bei stärkerer Vergrösserung radiäre Streifen, welche als Porencanälchen der Zona pellucida gedeutet werden. In diesen Porencanälchen sollen feine, bis zum Eileiter reichende, mitunter verästelte Fortsätze der Follikelepithelien stecken, welche die Aufgabe haben, dem Eileiter Nahrung zuzuführen. *Holl* stellt beim menschlichen Ei das Vorhandensein der radiären Streifung und der Porencanäle in Abrede; er nimmt eine concentrische Streifung an und beschreibt das Vorhandensein eines feinen schiefen Canälchens in der Zona pellucida, welches er als Mikropyle deutet. Nach *v. Sehlen* besteht keine präformierte Mikropyle; das Eindringen der Spermatozoen soll durch die Porencanälchen erfolgen, welche dadurch entstehen, dass die Zellen des Eiepithels ihre in der Zona liegenden Fortsätze hervorziehen.

Nach *Nagel* behält das menschliche Ei auf allen Entwicklungsstufen seine Durchsichtigkeit, während bei dem Ei des Kaninchens der Dotter durch glänzende, fettähnliche Kugeln getrübt erscheint. Beim menschlichen Ei ist der Dotter in zwei Schichten gesondert,

von denen die innere deutoplasmatische Zone aus mattglänzenden, theilweise stark lichtbrechenden Körnchen feinerer und gröberer Art besteht, während die äussere protoplasmatische Zone feinkörnig ist. An dem grossen Keimflecke im Innern des Keimbläschens nahm *Nagel* amöboide Bewegungen wahr.

Auch bei der Katze, dem Hunde, dem Schweine und manchen Wiederkäuern enthält der Nahrungsdotter reichliches Fett. *Bonnet* fand in grösseren Ovarialeiern des Schafes neben Fetttröpfchen oft an 100—150 eigenthümliche, kugelige, 2—6 μ grosse, zum Nahrungsdotter gehörende, glänzende Eiweisskörper.

Der zwischen der Innenfläche der Zona pellucida und der Aussenfläche des Dotters liegende Raum ist mit Serum erfüllt und wird als perivitelliner Spaltraum bezeichnet; die Flüssigkeit führt den Namen Liquor perivitellinus.

Man unterscheidet demnach an dem Ei das Eiepithel, die Zona pellucida, den perivitellinen Spaltraum, eine schmale, helle Rindenzone des Dotters, eine breitere feingranulierte Protoplasmazone, eine centrale Deutoplasmazone und das Keimbläschen mit dem Keimfleck (Fig. 1).

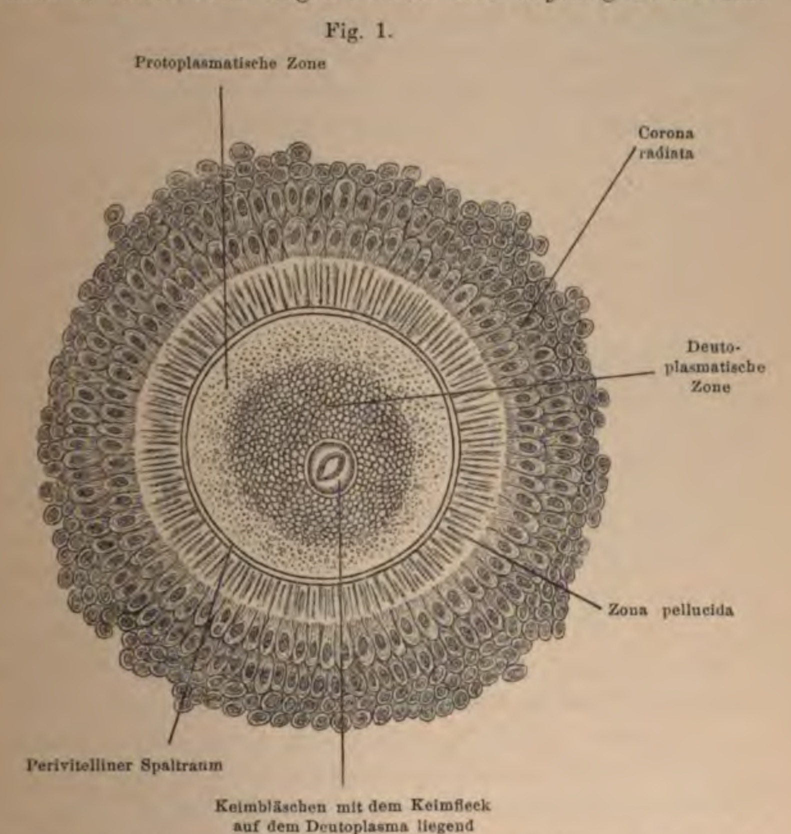
Bevor man die Zelle genauer kannte, und so lange man mit dem Begriffe der Zelle eine Membran vereinigte, war man bald entschlossen, die Zona pellucida als eine Zellenmembran anzusprechen. Doch wurde dies später allgemein aufgegeben, als man die Zona pellucida blos als eine Eikapsel ansah, ähnlich den Eikapseln der Batrachier- und Fischeier. Gegenwärtig, da man allgemein die Zellennatur des Eichens im Sinne der Zellentheorie angenommen hat, kann man umsomehr die Zona pellucida nur als eine Umhüllungskapsel des Eies ansehen, die während des Lebens des Eies dessen Haus, nach dem Absterben dessen Sarg ist.

In Eierstockseiern der Säugethiere, besonders häufig beim Kaninchen, bei der Katze und beim Hunde, findet man oft Leukocyten, welche die Resorption der zugrunde gegangenen Eier anbahnen dürften.

Waldeyer gibt folgende Masse für das menschliche Ei an: Das Primordialei bei einem dreimonatlichen Embryo misst 11—14 μ, bei einem siebenmonatlichen Embryo 15—25 μ. Das kleinste Ei bei einem erwachsenen Menschen misst 26 μ. Das reife Ei des Menschen misst 200 μ, die Zona pellucida des reifen Eies 10 μ. Das Keim-

bläschen bei einem dreimonatlichen menschlichen Embryo misst 9—11 μ., bei einem siebenmonatlichen Embryo 10—14 μ., bei einem reifen Ei 45 μ. Die Grösse des Keimflecks beträgt bei einem dreimonatlichen menschlichen Embryo 2 μ., im reifen menschlichen Ei 7 μ. *Holl* fand in einem 7 *mm* langen Follikel einer 39jährigen Frau eine

Fig. 1.



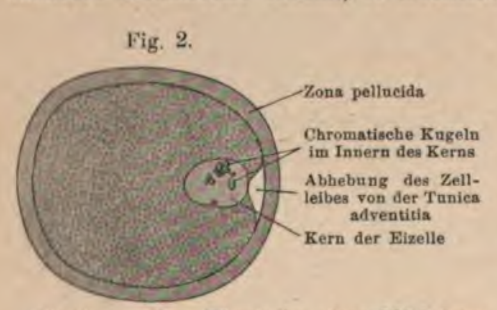
Frisches Ei aus einem Eierstocksfollikel einer 30jährigen Frau, nach *W. Nagel.*

Eizelle, welche mit der Zona pellucida 92 μ im Längendurchmesser und 84 μ im Breitendurchmesser besass; die Zona pellucida war 4 μ breit, der Kern mass in seiner Länge 23 μ und in seiner Breite 20 μ (Fig. 2).

Auf die Zona pellucida folgt der Dotter, welcher die grösste Masse des Eichens ausmacht. Er besteht aus kleinen, bläschenartigen Gebilden, zwischen welchen sich noch eine Menge kleiner Körnchen vor-

findet. Durch stärkeren Druck auf das Eichen kann bei einer Ruptur der Dotterhaut die Dottermasse ausfliessen. In der Dottermasse liegt excentrisch ein rundliches, bläschenförmiges Gebilde, welches heller als der Dotter ist und Keimbläschen (Vesicula germinativa, *Purkinje*'sches Bläschen heisst; in ihm findet sich öfters ein kleiner, rundlicher, dunkler Fleck, Keimfleck oder Kernkörper (*Wagner*'scher Fleck, Macula germinativa) genannt (Fig. 3). *Bonnet* beschreibt neben dem Keimbläschen im Eileibe weitere freie Kerne, deren Bedeutung aber noch nicht erkannt ist. Nach *Nagel* kehrt die Dotterkugel stets jene Seite dem Beschauer zu, an welcher das Keimbläschen liegt. Das Innere des Keimbläschens zeigt ein Kerngerüst (Kernnetz), welches den Keimfleck umgibt. Wenn ein Ei mehrere Keimflecke enthält, so erscheint der eine Keimfleck grösser, und das Kernnetz umgibt besonders den grösseren Keimfleck. Innerhalb des Kerngerüstes ist in den Maschen eine Flüssigkeit enthalten, die man als Kernsaft bezeichnet. Manchmal zeigt ein Ei zwei Keimbläschen (Fig. 5 *a*).

Fig. 2.



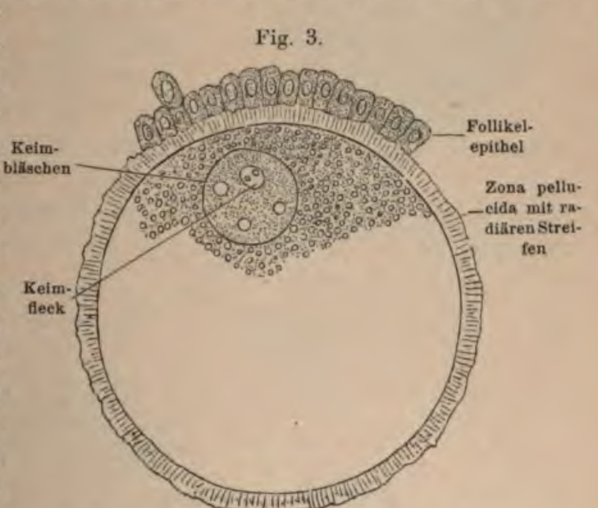
Eizelle aus dem Eierstocke einer 39jährigen Frau, nach *Holl*.

Im Dotter des Eichens finden sich die verschiedenen chemischen Bestandtheile, welche dem künftigen Individuum als Grundlage zum Aufbaue dienen; ausserdem enthält das Ei noch Reservestoffe, welche das Nährmaterial für die erste Entwicklungszeit darstellen. Man findet daher in den Eiern Eiweisskörper, Kohlehydrate und anorganische Substanzen. Diese scheinen in dem Ei des Menschen und der Säugethiere in Form gröberer Körnchen oder Bläschen vorzukommen (Fig. 4). Die Kernsubstanz, besonders derjenige Theil derselben, welcher dem Keimfleck entspricht, besitzt die Eigenschaft, Anilinfarbstoffe und Hämatoxylin sehr begierig aufzunehmen, und charakterisiert sich durch dieses Verhalten als Chromatinsubstanz; sie ist in mancher Beziehung dem Protoplasma verwandt (Nuclein).

Das Ei des Menschen und der übrigen Säugethiere entwickelt sich bis zur Befruchtung innerhalb des Eierstockes; man

findet daher in den Ovarien verschieden grosse Eichen. Es handelt sich nun darum, die Merkmale festzustellen, welche uns über die Reife und die Befruchtungsfähigkeit des Eies unterrichten können. In erster Linie ist hier die Grösse des Eies wichtig; wie oben erwähnt, beträgt der Durchmesser eines reifen Eies 0·18 bis 0·20 *mm*; dieser Massstab gilt freilich nicht für alle Fälle, da es nicht unwahrscheinlich ist, dass schon die reifen Eier einer und derselben Rasse von verschiedener Grösse sind. Ein weiteres Merkmal liegt im Keimbläschen. Bei reifen Eiern findet man das Keimbläschen mehr gegen die Wand gerückt, so dass der Inhalt desselben bald nach der Befruchtung an die Oberfläche unterhalb der Dotterhaut austreten kann. Weiters ist die oben beschriebene radiäre Stellung der länglichen Zellen aus dem Discus proligerus des *Graaf*'schen Follikels nur an reifen Eiern zu beobachten. Diese Zellen stehen durch eine Zwischensubstanz unter einander in Verbindung. Bei künstlichen Befruchtungsversuchen mit reifen Eiern von Kaninchen, welche unter Beobachtung aller nothwendigen Vorsichtsmassregeln bei einer Temperatur von 38° C. gehalten wurden, zeigte es sich, dass die sich bewegenden Spermatozoen zwischen die Zellen an der Oberfläche der Zona pellucida eindringen und die Verbindung derselben lockern. Dadurch werden die Eichen bald von allen anhängenden zelligen Gebilden frei. Es scheint demnach die Lockerung der Zwischensubstanz der Zellen des Discus proligerus ein wichtiges Zeichen der Eireife zu sein. Bei minder reifen Eiern gelingt es den Spermatozoen zuweilen auch, zwischen die Zellen einzudringen; doch kommt es nicht zur Lockerung der Zellverbindung. Führt man

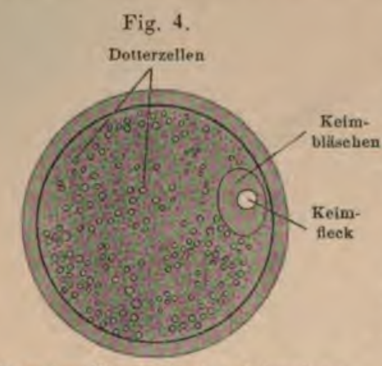
Fig. 3.



Reifes Eichen eines Kaninchens, nach *Waldeyer*.

diesen Versuch auf einer Glasplatte aus, so zeigt sich die Lockerung der Verbindung nicht (*Schenk*).

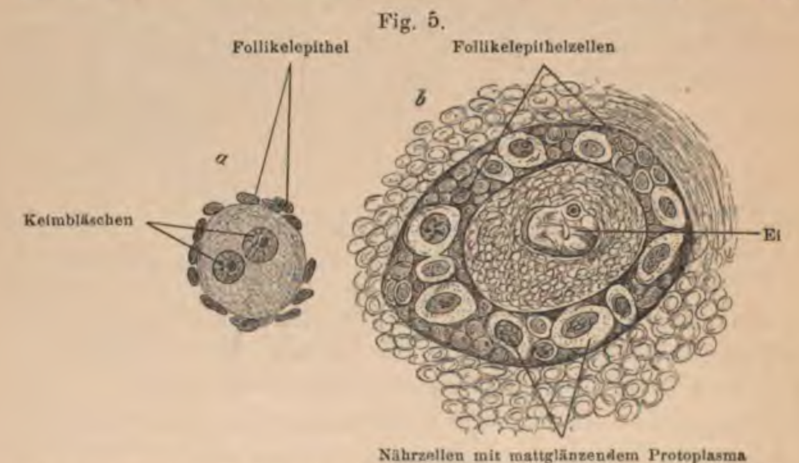
Fig. 4.



Ei aus dem Eierstocke eines Schweines.

Endlich findet man, wie *Carini* in meinem Institute nachgewiesen hat, in der Follikelwand grösserer *Graaf*'scher Follikel, welche reife Eier tragen, viele veränderte Zellen, die eine Verfettung des Protoplasmas zeigen, deren Kerne auffallend klein sind, und deren Protoplasma durchwegs Eosin leicht aufnimmt. *Nagel* fasst diese Zellen als regressiv veränderte Nährzellen auf und glaubt, dass sie anfänglich die Aufgabe hatten, die Eier mit Nahrungsdotter zu versehen; wenn die Dotterbildung beendigt ist, verändern sie ihr Aussehen, tragen noch zur Bildung des Liquor

Fig. 5.



a) Primordialei mit zwei Keimbläschen aus dem Eierstocke eines sechsmonatlichen Fötus, nach *W. Nagel*.
b) Wachsender Follikel aus dem Eierstocke eines neugeborenen Mädchens mit Ei und Nährzellen, nach *W. Nagel*.

folliculi bei und durchlaufen deshalb die als Epithelvacuolen bekannten Auflösungsstadien (Fig. 5 *b*). Die weiteren Vorgänge bei der Reifung des Eies folgen an späterer Stelle.

Das Ei des Vogels.

Wir unterscheiden an dem gelegten bebrütungsfähigen Ei die **Kalkschale**, die **Schalenhaut**, das **Eiweiss** und den **Dotter** mit dem **Hahnentritt**. An den beiden Polen des Eies verlaufen zwei Schnüre von eingedicktem Eiweiss, die einerseits an dem gelben Dotter und anderseits an der die Eischale auskleidenden Haut befestigt sind. Diese beiden Schnüre führen den Namen **Chalazien** (Fig. 6 *a*).

Fig. 6 *a*.

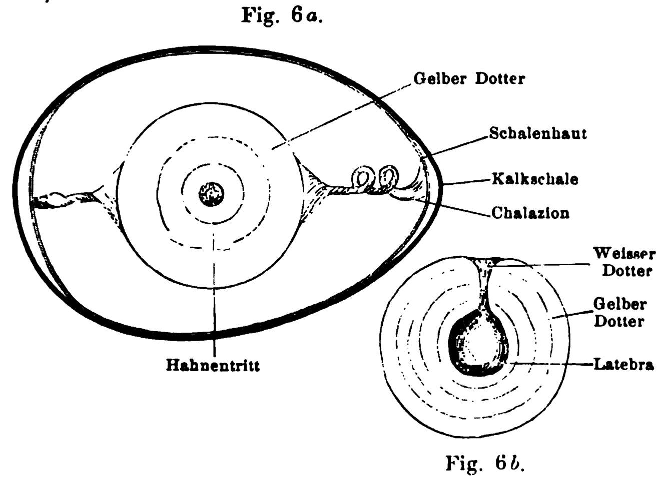


Fig. 6 *b*.

a) Längsansicht des eröffneten Hühnereies von oben.
b) Durchschnitt des gelben Dotters, nach *v. Baer*.

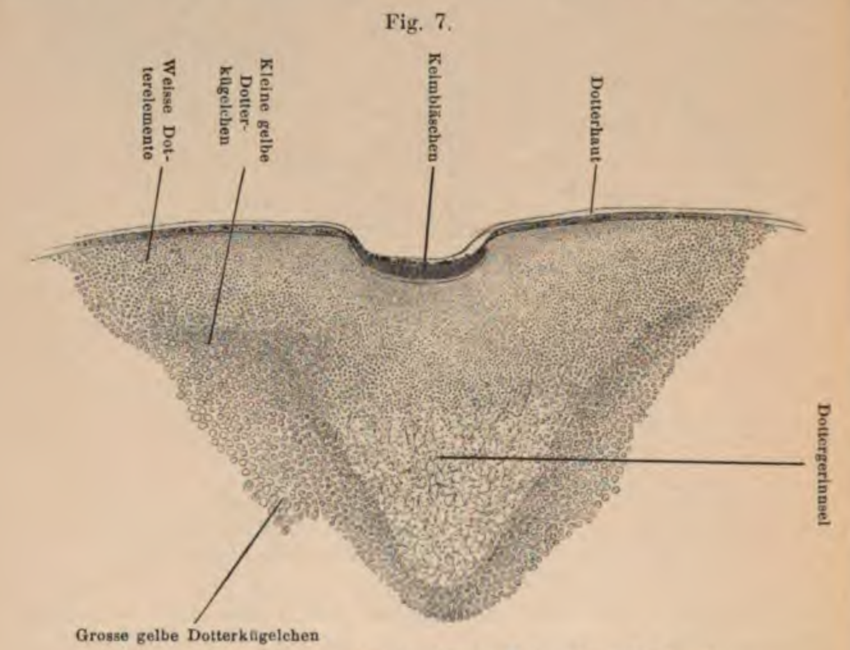
Im Innern des Eies findet man den gelben Dotter mit der Keimscheibe (**Hahnentritt**), die sich an dem eröffneten Ei als weisser, runder Fleck von dem gelben Dotter gut abhebt. Der den **Hahnentritt** (**Keimscheibe**) enthaltende Theil des Dotters ist specifisch leichter als der übrige Dotter und muss deshalb bei jeder Lage des Eies nach oben sehen.

Der gelbe Dotter ist vorwiegend aus gleichmässig granulierten Gebilden zusammengesetzt, die nicht aus Protoplasma bestehen, sondern die zur Nahrung des Embryos nöthigen Materialien enthalten. An gehärteten Präparaten erscheinen sie sehr oft mehr oder weniger abgeplattet. Beim reifen Taubenei und Schwalbenei sieht man öfter die Körnchenmasse ungleichmässig vertheilt, so dass ein

Theil der Dotterelemente frei von Körnchen ist. Diese körnchenfreie Zone liegt in der Richtung gegen den Hahnentritt.

Der ganze Dotter erscheint gelborange in verschiedenen Farbennuancen. Die chemischen Bestandtheile des gelben Dotters sind einige Albuminate, weiters Lecithin, Cerebrin, Vitellin, Cholesterin, Olein, Palmitin, Glycerinphosphorsäure, Lutein (Farbstoff), und an den seitlichen Partien des weissen Dotters finden sich nach *Dareste* Körperchen, welche sich mit Jodtinctur blau färben. Von anorganischen Sub-

Fig. 7.



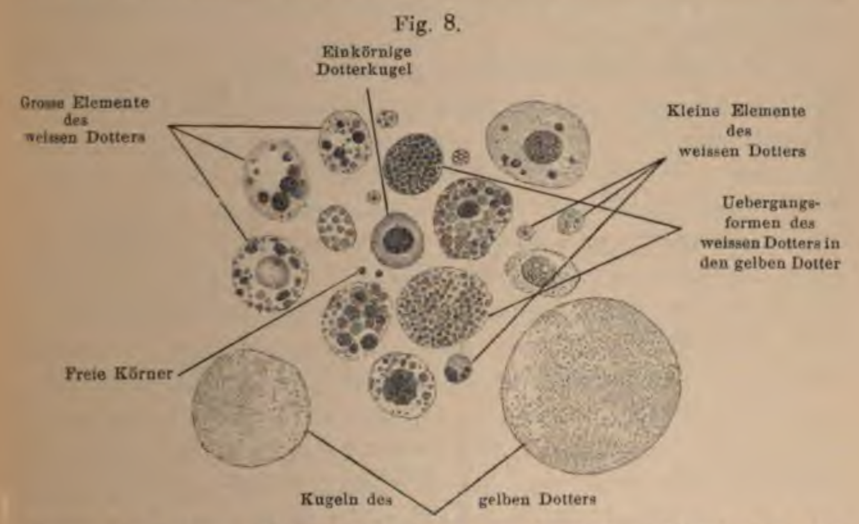
Querschnitt durch einen unbefruchteten Keim eines Taubeneies.

stanzen finden sich Eisen, an den Farbstoff gebunden, dann Kalk, Fluor, Kieselsäure und phosphorsaure Erdalkalien. Der im Dotter vorhandene fettartige Körper, aus dem Alkoholextract dargestellt, zeigt in seinem Verhalten Uebereinstimmung mit dem Myelin (*H. Virchow*).

Der Inhalt der Keimhöhle wird von einer milchartigen Flüssigkeit gebildet, deren Elemente auch die übrige gelbe Dottermasse mit einem dünnen Ueberzuge versehen. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass man in dieser Flüssigkeit zahlreiche kugelige Elemente

von verschiedener Grösse und verschiedener Structur findet; man pflegt diese Elemente zum Unterschiede von dem übrigen Dotter als weissen Dotter zu bezeichnen (Fig. 7). Die Kugeln des weissen Dotters erscheinen mehr oder weniger dicht granuliert; bald sind die Körnchen ausserordentlich dicht aneinander gelagert, bald sind nur wenige grosse Körner vorhanden; einige Kugeln zeigen nur ein einziges, oft excentrisch liegendes Korn; manche Kugeln scheinen aus dem Zusammenfliessen zweier verschieden granulierter Kugeln ent-

Fig. 8.



Elemente des weissen und des gelben Dotters aus dem Hühnerei (nach einem mit Methylenblau gefärbten Präparate).

standen zu sein. Die Körner können auch ausserhalb der Kugeln auftreten (freie Körner). Die grösseren Elemente des weissen Dotters nähern sich in ihrem Aufbau den feingranulierten Elementen des gelben Dotters, so dass die Annahme eines Ueberganges der weissen zu den gelben Dotterelementen naheliegt (Fig. 8). Nach *Waldeyer* entstehen die gelben Dotterkugeln durch Aufquellung aus den weissen Dotterelementen, und *Disse* hebt hervor, dass die Umwandlung des weissen Dotters in den gelben Dotter auch in der Keimhöhle erfolgt.

Anfangs gehören alle Dotterelemente des Eies dem Typus des weissen Dotters an, und erst im Laufe der Entwicklung wandelt sich der grösste Theil derselben in gelben Dotter um, so dass zu der Zeit, da das Ei gelegt wird, nur ein kleiner Rest noch nicht um-

gewandelt ist. So lange das Ei nicht bebrütet ist, bleibt dieser Rest erhalten, erst bei der Bebrütung schwinden die Elemente des weissen Dotters; *Disse* nimmt nun an, dass bei der Bebrütung auch der Rest des weissen Dotters in gelben Dotter umgewandelt wird.

Auf farbenanalytischem Wege lassen sich die Elemente des Dotters schön differenzieren; die einzelnen Granula nehmen, wie aus den in meinem Institute von *C. Stein* angefertigten Präparaten hervorgeht, die Anilinfarbstoffe in ganz verschiedener Weise auf, was mit den verschiedenen Stufen in der Entwicklung der Elemente zusammenzuhängen scheint.

Die gelben Dotterkugeln zeigen mikrochemisch keine Nucleinreaction, wohl aber die Kugeln des weissen Dotters. Dieses Nuclein ist aber nach *Kossel* mit dem Nuclein der Zellkerne nicht identisch und scheint dem Nuclein der Milch nahezustehen; beide Nucleine sind eisenhältig. *His* führt das Nuclein des weissen Dotters auf Zellkerne zurück; er betrachtet die Dotterelemente als Zellen und deren Inhaltskörper als Kerne. *Kölliker* und *Hans Virchow* stellen die Zellennatur der Dotterelemente in Abrede; letzterer nimmt an, dass die Dotterkugeln durch den Eiweisskörper (Vitellin) gebildet werden und den fettartigen Körper (Myelin) eingeschlossen enthalten.

Wird das Ei durch Kochen gehärtet und vorsichtig entzwei geschnitten, so dass man den Hahnentritt quer trifft, dann überzeugt man sich, dass die weisslichen Gebilde des Hahnentrittes bis an einen kleinen Hohlraum (Latebra) in der Mitte des gelben Dotters reichen; man bezeichnet diese Höhle als Keimhöhle. Der geronnene gelbe Dotter zeigt überdies mehrere concentrische Schichtungen auf dem Durchschnitte (Fig. 6 *b*).

Der Hahnentritt besteht aus grösseren und kleineren zelligen Elementen, welche einen grosskörnigen Inhalt haben und zuweilen einen oder mehrere Kerne besitzen.

Die Kalkschale (Testa) ist porös, scheint aber für Mikroorganismen undurchlässig zu sein, da an normalen Hühnereiern und Kibitzeiern der Inhalt frei von allen Mikroben ist (*Schenk, Dal Pozzo*). Die Porosität der Eischale ist für das Leben des Embryos nothwendig, um dessen Respiration zu unterhalten; denn wenn man mit einer Leimmasse oder mit Schellack ungefähr den dritten Theil der Eischale überzieht, so wird dadurch die Entwicklung des Embryos unterbrochen (*Dareste*).

Die Bestandtheile der Kalkschale sind vorwiegend Kalksalze, mit Eiweiss gemischt. In den gefärbten Kalkschalen finden sich ausserdem noch Gallenfarbstoffe.

Die Schalenhaut (Membrana testacea) ist in zwei Lamellen, eine äussere dickere und eine innere dünnere, spaltbar und besteht aus verfilzten, wahrscheinlich mucinhaltigen, spiralig um das Eiweiss gewundenen Fasern. Nach *Kruckenberg* lässt sich in ihr ein Albuminkörper nachweisen, der durch Trypsin- und Pepsinlösungen nicht angegriffen wird. Sie geht aus Hohlfasern hervor, die ursprünglich aus geformten Zellen stammen. An den Polen des Eies weichen die beiden Lamellen auseinander und bilden einen mit Luft gefüllten Hohlraum (Luftkammer), der wahrscheinlich während der Bebrütung dem Embryo den Luftvorrath näher bringt; deshalb erscheint er an dem bebrüteten Ei grösser.

Die Schalenhaut lässt sich auf wunde Theile der Haut von Menschen und Thieren mit Erfolg transplantieren, und man sieht die Gefässe aus dem Nachbargewebe bis an die Membran herandringen (*Haug*).

Im Eiweiss finden sich homogene, durchsichtige Septa, welche sich bei Zusatz von destilliertem Wasser trüben. Die Eiweissmasse, welche in der Nähe des gelben Dotters liegt, ist concentrierter und dichter als die an der Oberfläche gegen die Kalkschale zu befindliche; diese Erscheinung tritt nicht bei allen Vogelarten gleich deutlich hervor. Bei der Gerinnung des Eiweisses zeigt sich ein Unterschied zwischen dem Eiweiss der sogenannten Nesthocker und dem der Nestflüchter.

Das Eiweiss der letzteren gerinnt zu einer trüben, festen Masse, während das Eiweiss der Nesthocker zu einer klaren, glasig durchsichtigen Masse wird; es scheint hiebei nach *Zoth* die Differenz im Alkaligehalt die Veranlassung dieser verschiedenen Gerinnungsweise zu sein, indem das Eiweiss der Nestflüchter procentisch mehr Alkali enthält; doch ist dieser Gehalt noch nicht so hoch, dass er dem des *Lieberkühn*'schen Kalialbuminats entspricht. Wenn man Hühnereier in eine dünne Natronlauge legt, so wird das Eiweiss in eine dem Nesthockereiweiss ähnliche Masse umgewandelt. Das Nesthockereiweiss wird bei der Bebrütung trübe.

Nach *Bauer* kommt beim Kibitzei auf je 23·5 *g* des Eies 0·75 *g* Schale, 6·75 *g* Eiweiss und 16·0 *g* Dotter, beim Hühnerei auf je 53·5 *g* des Eies 16·0 *g* Schale, 30·0 *g* Eiweiss und 18·0 *g* Dotter,

beim Pfauenei auf je 83·0 *g* des Eies 9·0 *g* Schale, 48·5 *g* Eiweiss und 24·5 *g* Dotter.

Das Eiweiss enthält ungefähr 86% Wasser, 12% Albumen, 1—1½% Fette (Palmitin und Olein, theilweise mit Natrium verseift) und etwas Traubenzucker, und ½% anorganische Substanzen, Kalium, Natrium, Chlor, Schwefel, Phosphor und Fluor.

Das Ei der Reptilien.

Die Eier der Reptilien nähern sich in ihrem Bau denen der Vögel. Sie sind durchwegs telolecital; ihre Befruchtung erfolgt innerhalb der Eileiter. Sie besitzen eine Eischale, die weicher ist, als die Eischale der Vögel; die Eiweissmenge variiert bei den verschiedenen Thieren. Einige sind vivipar; die Eier, welche abgelegt werden, zeigen zur Zeit der Ablage nicht einen gleichen Entwicklungsgrad.

Das Ei der Amphibien.

Das reife Eichen der nackten Amphibien gleicht bezüglich der einzelnen Theile mehr dem Eichen des Menschen und der Säugethiere, gehört aber zu den einfachen Eiern, bei denen das Protoplasma vorwiegt, und unterscheidet sich von dem Ei der Säugethiere auch durch seine Grösse.

Das frisch gelaichte Ei liegt in einer gallertigen Hülle, die entweder, wie bei den Anuren, in Schnurform die Eichen aneinander hält, oder es liegen die einzelnen Gallertklümpchen, welche jedes ein Ei bergen, nebeneinander im Wasser. Die Salamander, Salamandra atra und maculata gebären lebende Junge.

Die Molche befestigen die Eier an Blättern von Wasserpflanzen, besonders an den Blattwinkeln. Bei den Amphibien zeigen sich aber auch verschiedene Ausnahmen von dieser allgemein giltigen Regel; so werden bei der Surinamkröte die Eier vom Männchen auf dem Rücken des Weibchens befestigt, und es bilden sich dann Hauttaschen, welche mit einem Gallertpfropfe verschlossen werden und die sich entwickelnden Eier tragen; während dieser Zeit lebt das Weibchen im Wasser, und die Eier machen ihre Metamorphose in diesen Taschen durch. Andere Thiere (ein Baumfrosch auf Ceylon) tragen ihre Eichen mit sich in Taschen herum; viele legen ihre Eier an Baumblätter oder unter faule Blätter an feuchten Erdstellen.

Die Dotterplättchen im Ei der Amphibien bestehen nach *Zacharias* aus Plastin; sie lösen sich in reiner concentrirter Salzsäure auf und scheinen eine eigene Hülle zu besitzen; in Magensaft platzen die Plättchen entweder plötzlich und ihr Inhalt schwindet sofort, während ein dünnes Häutchen faltig zusammensinkt, oder aber der Inhalt wird herausgelöst, ohne dass ein Platzen der Hülle zu bemerken wäre.

Das reife Ei ist schon mit Pigmentkörnchen versehen, welche ihm vom Mutterboden mitgegeben werden und den grössten Theil der Oberfläche bedecken, aber nicht gleichmässig vertheilt sind.

Wird ein Eichen sammt der umgebenden Gallerte ins Wasser geworfen, so liegt es gewöhnlich derart, dass der dunkel gefärbte Theil des Eichens nach oben zu liegen kommt, während die hellere graue Partie als der specifisch schwerere Theil von der Sonne abgewendet liegt. Wenn man das Eichen in der umgekehrten Lage einige Zeit festhält, so dreht es sich nach dem Loslassen rasch in die ursprüngliche Lage zurück; dabei ist, wie *Bergh* richtig hervorhebt, zu bemerken, dass das unbefruchtete Ei sich um Vieles langsamer umdreht als das befruchtete Ei.

Auf Durchschnitten des unbefruchteten Eichens sehen wir den Kern, respective das Keimbläschen in den meisten Fällen excentrisch im Dotter gelegen, und zwar befindet es sich im reifen Ei an jener Stelle, welche dunkler pigmentiert ist. Diesen Theil bezeichnet man als den animalen oder aboralen Pol des Eies, während man den gegenüberliegenden Abschnitt der Eikugel den vegetativen oder oralen Pol nennt. Das Keimbläschen mit allen seinen Bestandtheilen rückt während der Eireife dem animalen Pole näher, ja bei dem vollkommen reifen Ei berührt es den Umfang des Eies.

Schon am unbefruchteten Froschei scheint die künftige Bilateralität in der Vertheilung des Pigments ausgesprochen zu sein; an jener Seite des Eies, welche dem künftigen Vorderende entspricht, reicht das Pigment tiefer gegen den vegetativen Pol hinunter als an der anderen Seite.

Das Ei der Fische.

Die Eier der Fische sind von verschiedener Grösse und viel durchsichtiger als die Eier der Amphibien, da ihnen meist das

Pigment fehlt. Die Umhüllung des Eies zeigt manchmal, besonders bei den Teleostiern, eine radiäre Streifung, welche der Ausdruck von radiär gestellten Porencanälen ist, die unter einander durch feine Gänge verbunden sind; in den ins Wasser gelegten und so ausserhalb des Thierleibes befruchteten Eiern zeigt sich deshalb die Umhüllung ganz von Wasser durchtränkt (*Stockman*). Einige Eier, wie das Häringsei, besitzen auch eine Dottermembran (*Balfour*). Bei manchen Elasmobranchiern gestalten sich die Verhältnisse anders, indem die Eier innerhalb des Mutterbodens (im Eileiter) befruchtet werden; der Entwicklungsgang geht so lange innerhalb des Uterus vor sich, bis der Embryo frei seine Nahrung suchen kann. Die meisten Fische legen aber ihre Eier ins Wasser ab, und der Entwicklungsgang findet ausserhalb des Thieres statt.

Fig. 9.

Keimscheibe (Protoplasma) Deutoplasma des Eies

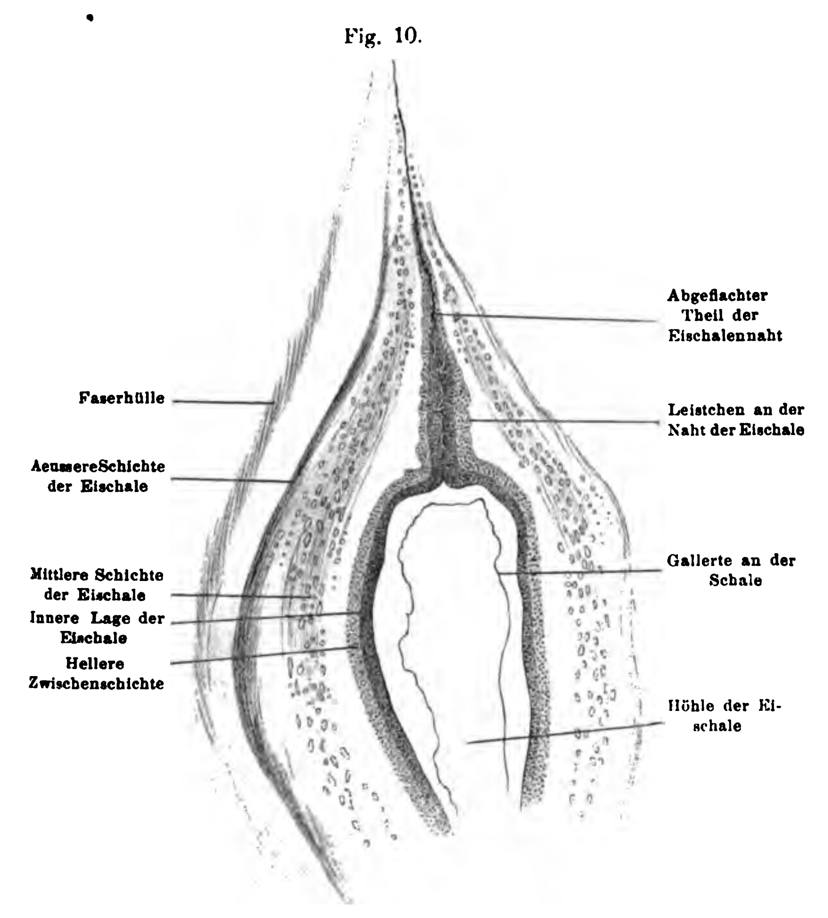
Oberflächenansicht eines Forelleneies kurz nach der Befruchtung.

Bei den Ganoiden wird das frische Ei von einer mehrschichtigen Schale umgeben. Das Ei von Accipenser misst etwa 2 *mm* im Durchmesser, bei Lepidosteus sind die Eichen etwas grösser. Die Eier der Fische besitzen einen meroblastischen Entwicklungstypus.

Das Protoplasma ist auf der Oberfläche des durchsichtigen Eichens als eine hellweisse, weniger durchsichtige, rundliche Partie zu sehen (Fig. 9). In ihr findet sich ein Keimbläschen, welches in den meisten Fällen der äusseren Oberfläche näher liegt. Um das Protoplasma liegen eine Menge von Fetttröpfchen, welche neben einer flüssigen, klaren Masse den übrigen Theil des Eichens ausmachen. Eröffnet man ein Forellenei und bringt es in Wasser, so gerinnt die flüssige Masse zu einem weissen opaken Klumpen. Wird aber die Eihülle vorsichtig abgehoben, so beobachtet man unter derselben eine zweite Hülle, die bis zum Keime reicht und an ihm endet. An dieser Membran haften viele Fetttröpfchen, die zum guten Theile auch in ihr stecken. Das Ei der Elasmobranchier hat in Bezug auf die einzelnen constituierenden Theile Aehnlichkeit mit jenem des Huhnes, nur ist bezüglich der Form ein auffallender Unterschied vorhanden. Die Eischale ist hart und hornig, von viereckiger Gestalt

und besteht aus Keratinsubstanz, unlöslichem Eiweiss, Schwefel und Phosphor (?). An den schmäleren Seiten greifen die beiden einander berührenden Flächen mittelst Leisten ineinander und lockern sich zur Zeit des Auskriechens des Embryos, so dass dieser die Eischale verlassen kann. Jeder Winkel des Vierecks läuft in einen langen,

Fig. 10.



Durchschnitt durch die Eischale von Raja quadrimaculata (Plagiostomen).

sich verdünnenden Fortsatz aus, der bis in seinen feinsten Ausläufer hohl bleibt und bei manchen Eiern rankenähnlich gestaltet ist (Fig. 10).

Innerhalb dieser Schale liegt, von einer gallertigen Masse eingeschlossen, der gelbe Dotter mit einem weisslichen, runden Felde auf

der Oberfläche, das den Keimfleck darstellt (ähnlich dem Hahnentritte beim Hühnerei). Die gallertige Masse ist nicht eiweisshältig.

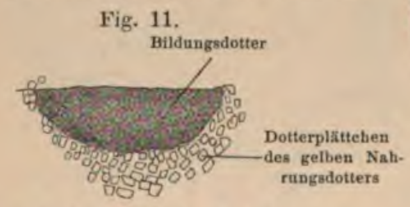
Der sogenannte gelbe Dotter besteht aus einer Menge kleinerer oder grösserer, viereckiger Plättchen und rundlicher, zuweilen concentrisch geschichteter Körperchen (Fig. 11). Der ganze Dotter ist bei einigen rosafarben (Raja quadrimaculata), bei manchen gelb oder weiss.

Der weisse Dotter besteht aus einer feinkörnigen Masse, welche sich in die Tiefe des gelben Dotters erstreckt.

Die Hülle, welche den gelben und weissen Dotter einschliesst, ist auffällig dünn. Das Keimbläschen enthält zahlreiche Keimflecke.

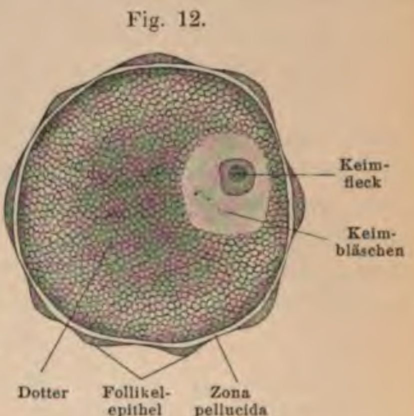
Bei den Fischeiern, namentlich den Knochenfischen, ist eine Mikropyle beschrieben worden (*His*), die sowohl mit der Lupe als auch auf Durchschnitten erkennbar ist. Der Zugang zur Mikropyle ist kraterförmig und verengt sich gegen den Keimfleck zu allmälig zum sogenannten Mikropylencanale.

Fig. 11.



Durchschnitt durch die Keimscheibe eines Eies von Raja quadrimaculata (Plagiostomen).

Fig. 12.



Reifes Ovarialei von Amphioxus lanceolatus, nach *Langerhans*.

Das Ei des Amphioxus.

Das Ei von Amphioxus lanceolatus enthält Dotterkörnchen im Protoplasma, welche bei jüngeren Eiern an der Oberfläche, bei älteren Eiern in der ganzen Dottermasse gelegen sind. Das reife Ei besitzt eine Dottermembran und ein Keimbläschen, welches vom Mittelpunkte gegen die Oberfläche vorrückt (Fig. 12).

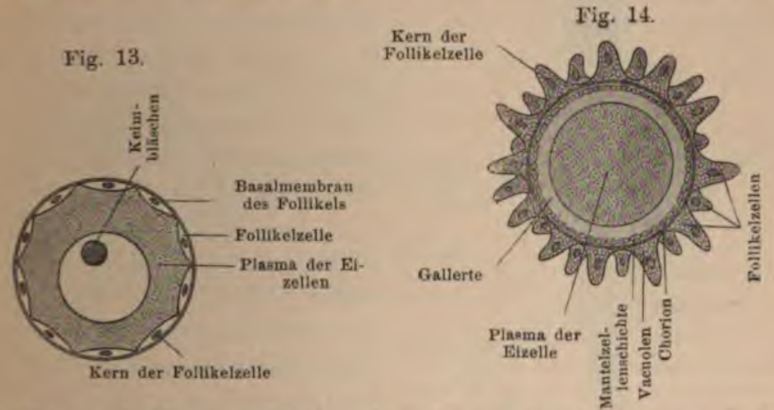
Das Ei der Tunicaten.

Das Ei der Tunicaten stellt sich als eine Zelle mit centralem Kern und einem grossen Kernkörperchen dar (Fig. 13). Beim

Wachsen des Eies bildet sich eine Membran um das Ei herum; bei der Reife des Eies zeigen sich oberflächlich in der Protoplasmaschichte an der Peripherie Zellen, welche man als Mantelzellen (*Kowalewsky*) bezeichnet; *Semper* hält diese Zellen für Protoplasmastücke, welche aus dem Dotter ausgepresst werden und dem Ei anhaften (Fig. 14).

Das Ei der Mollusken.

Bei den Eiern einiger Mollusken, wie bei den Acephalen, überwiegt das Protoplasma; die Eier werden in die Kiemen gelegt. Man findet an ihnen die Bestandtheile, welche sonst an den Eiern



Ovarialei von Ascidia mammillata, nach *Kowalewsky*.

Ei aus dem Oviduct von Ascidia canina (Tunicaten), nach *Kupffer*.

vorkommen; die umhüllende Eimembran zeigt eine Mikropyle. Bei anderen Mollusken, wie bei den Cephalopoden, liegt der Keim telolecital. Zwischen der umhüllenden Membran und dem Ei bildet sich häufig ein mit eiweissartiger Flüssigkeit gefüllter Raum. Bei den Süsswassermollusken findet sich innerhalb der Mikropyle als Verschlussstück ein eigenthümlicher, linsenförmiger Körper (*Keber's* Körperchen).

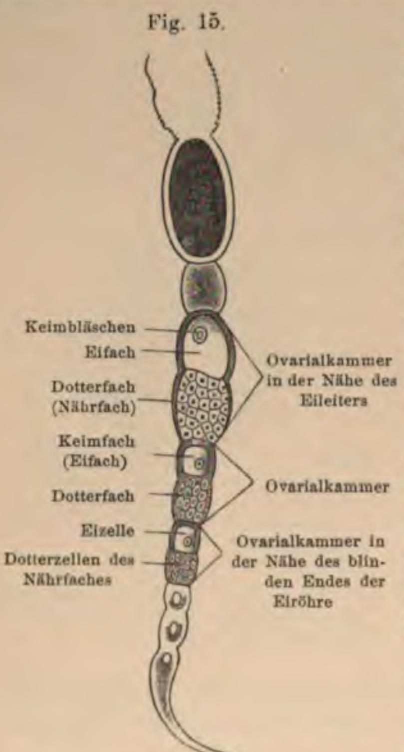
Das Ei der Arthropoden.

Die Eier der Arthropoden zeigen sich bei den verschiedenen Classen mannigfach angeordnet. Bei den Arachnoideen werden sie oft von Gespinnsten umgeben und vom Mutterthiere isoliert; bei anderen werden sie bis zum Ausschlüpfen vom Mutterthiere getragen;

die Scorpionen gebären lebende Junge; bei den Myriopoden werden die Eier in Haufen gelegt; bei den Insecten sind einige Gattungen vivipar, so manche Musciden.

Bei den Eiern der Arthropoden findet man die verschiedenen Bauarten vertreten. Bei den Insecten zerfällt das Ovarium in eine Anzahl von Eiröhren, welche gemeinsam in den Eileiter ausmünden. Jede einzelne Eiröhre gliedert sich in Eifächer, welche sich wieder in zwei Abschnitte theilen; der eine Abschnitt enthält die von Follikelepithel umgebene Eizelle (Keimfach), während der andere Abschnitt eine Anzahl von Nährzellen (Dotterfach oder Nährfach) umfasst. Das Nährfach kann aber auch fehlen (Fig. 15).

Fig. 15.



Ovarialröhre eines Käfers (Carabus violaceus), nach *Lubbock*.

Bei einigen Spinnen, wie bei Philodromus, bildet der Nahrungsdotter zahlreiche Säulchen, welche vom Centrum gegen die Peripherie ausstrahlen; in der Peripherie und im Centrum des Eies liegt der Bildungsdotter.

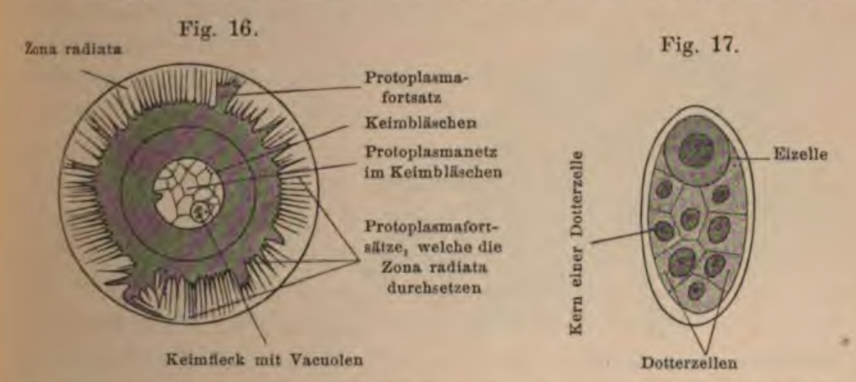
Das Ei der Echinodermata.

Die Echinodermen sind nur zum geringen Theile vivipar, die meisten legen ihre Eier in Wasser. Die Eier bestehen vorwiegend aus Protoplasma und enthalten den Nahrungsdotter nur in geringer Menge. Sie besitzen eine Kapselumhüllung und eine helle, durchsichtige, ringförmige Schichte. Bei einigen besteht keine eigentliche Mikropyle, obgleich sich bei Ophiothrix an der Membran ein Ernährungsloch vorfindet bis zur Zeit, da das Ei frei wird. *Selenka*, welcher bei diesen Eiern die Bildung der radiär gestreiften Membran (Zona radiata) studierte, fand, dass die Oberfläche des Dotters in die Räume der radiär gestreiften Membran in Form von Fortsätzen

hineinrage, was an dem Ei von Toxopneustes variegatus deutlich zu sehen ist (Fig. 16).

Das Ei der Vermes.

Von den Würmern sind einige hermaphroditisch mit innerer Befruchtung, andere legen Eier in Form von Laichmassen, wieder andere, wie Trichina, Filaria, Taenia cucumerina, sind lebendgebärend. Bei den Rotatorien sind die Sommereier dünnschalig und die Wintereier hartschalig; letztere sind meist befruchtet. Einige Eier besitzen einen Klappdeckel. Bei einigen Anneliden, wie bei Bonellia, sitzt eine Gruppe von Nährzellen an dem einen Pol der Eizelle. Bei



Ei von Toxopneustes variegatus (Echinodermen), nach *Selenka*.

Ei von Distomum tereticolle (Vermes), nach *Schauinsland*.

Distomum tereticolle liegt die Eizelle an jenem Pole des Eies, welcher durch den Deckel der Eischale ausgezeichnet ist; der übrige Theil des Eies wird durch die Dotterzellen gebildet, welche einer allmäligen Degeneration anheimfallen (Fig. 17). Die Eier der Würmer sind zumeist derart gebaut, dass das Eiprotoplasma an Masse das Deutoplasma überragt, und sind durchsichtig. Die Eier der im Meere lebenden Gattungen sind besonders zum Studium der Entwicklungsvorgänge geeignet.

Das Ei der Coelenteraten.

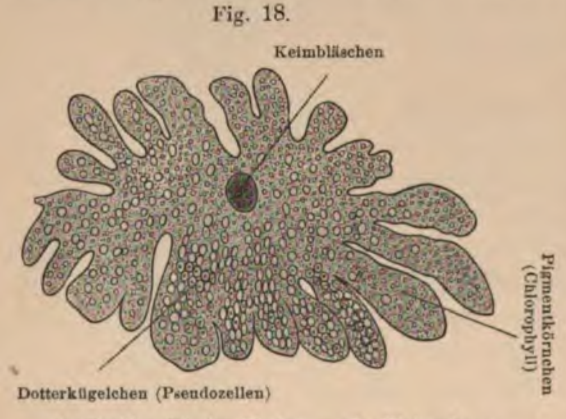
Bei den Coelenteraten ist die Fortpflanzung theils geschlechtlich, theils ungeschlechtlich. Bei den Ctenophoren gelangen die reifen Eier in den Gastrovascularraum und von hier aus durch den Mund

nach aussen. Bei den Hydrozoen gibt es Individuen, welche sich in Form von Knospung vermehren (Polypen), und solche, welche die sogenannten Geschlechtspersonen darstellen (Medusen). Bei einigen Polypen kommt es vor, dass aus dem Ei sich kein Polyp entwickelt, sondern eine Meduse.

In den Eiern überwiegt das Protoplasma; die Eihüllen sind dünn. Die Eier sind durchwegs nur mit Hilfe des Mikroskops zu untersuchen.

Im Eierstock der Hydra findet man mehrere Keimzellen, von denen sich eine durch ihre Grösse besonders auszeichnet und ein Ei mit einem Keimbläschen und einem Keimfleck darstellt. Das Keimbläschen wird bald grösser und der Keimfleck verschwindet vollständig. Bald entsteht ein neuer Keimfleck und das Ei zeigt amöboide Bewegungen, welche eine unregelmässige Form des Eies bedingen. Stellenweise treten grössere und kleinere rundliche Körperchen auf, welche mit den Dotterkügelchen der lecitalen Eier vergleichbar sind. Neben den Dotterkörnchen finden sich auch Chlorophyllkörperchen (Fig. 18). Dann stellt das Ei seine amöboiden Bewegungen ein und nimmt eine kugelförmige Gestalt an.

Fig. 18.



Amöboides Ei der Hydra, nach *Kleinenberg*.

Die Protozoen.

Eigentliche Eier fehlen bei den Protozoen. Jedes Protozoon besitzt einen Hauptkern (vegetativer Kern, Makronucleus) und einen oder mehrere Nebenkerne (Geschlechtskern, Mikronucleus), welche bei der geschlechtlichen Fortpflanzung eine grosse Rolle spielen. Die meisten Protozoen vermehren sich durch Knospung. Eine Art geschlechtlicher Fortpflanzung ist die durch Theilung, und zwar findet man bei den Infusorien eine Ver-

einigung der einzelnen Individuen (Conjugation oder Zygose) und eine darauffolgende Fortpflanzung durch Theilung. Die sich conjugierenden Zellen unterliegen dann ähnlichen Veränderungen, wie sie bei der Verschmelzung der Eizelle und der Samenzelle bei den Metazoen zu beobachten sind; die auf die Befruchtung folgende Theilung erzeugt aber keinen Zellverband, in welchem die Individualität der Zelle gegenüber der Individualität des Organismus zurücktritt, sondern die Zellen trennen sich und bestehen als gleichbedeutende Organismen neben einander. Bei den Protozoen finden wir auch eine andere Form der Fortpflanzung, die durch Copulation, bei welcher eine Verschmelzung der Hauptkerne und eine Verschmelzung der Nebenkerne erfolgt.

Entwicklungsdauer.

Die Dauer der embryonalen Periode ist bei den Thieren sehr verschieden und hängt mit der Beschaffenheit und dem Baue des Eies nicht zusammen. Es lässt sich schwer über die Dauer der embryonalen Entwicklung ein allgemeines Gesetz aufstellen, da man keinen Anhaltspunkt kennt, welcher für alle Fälle annehmbar wäre. Es wurde von manchen angegeben, dass die Grösse des Thieres einen Massstab für die Dauer der Entwicklung abgebe, wenn man verschiedene Thierclassen in Betracht zieht. Allein diese Regel leidet so viele Ausnahmen, dass sie überhaupt aufhört, eine Regel zu sein.

So z. B. brauchten eine Maus und ein Huhn ungefähr die gleiche Zeit, um vollständig entwickelt zu sein. Uebrigens scheint die Entwicklungsdauer auch von äusseren Umständen abhängig zu sein; nach *Maggiorani* retardiert die Anlegung eines Magneten an das bebrütete Ei die ersten Entwicklungsvorgänge.

Die Dauer der Entwicklung beträgt:

Vögel:

Fliegenvögel (geradschnäblige Colibris) 12 Tage,
Kanarienvögel 14 Tage,
Taube 18 Tage,
Huhn, Ente, Perlhuhn } 21 Tage,

Kalekutische Henne 27 Tage,
Gans 29 Tage,
Pfau 31 Tage,
Papagei 40 Tage,
Storch } 42 Tage,
Schwan }
Casuar aus Neuholland 65 Tage.

Säugethiere:

3 Wochen Maus, Meerschweinchen,
4 » beim Kaninchen, Hasen, Hamster, Eichhörnchen,
5 » bei der Ratte, dem Murmelthier, Wiesel,
7 » beim Igel,
8 » bei der Katze, dem Marder,
9 » beim Hunde, Fuchs, Luchs, Iltis,
10 » » Dachs,
13 » » Wolf,
14 » » Löwen, Tiger,
17 » » Schwein, Biber,
21 » » Schaf,
22 » oder 5 Monate bei der Ziege, Gemse und Gazelle,
24 » beim Reh und Lama,
30 » » Bären und den kleinen Affenarten,
36—40 Wochen beim Hirsch und Renthiere,
40 Wochen oder 9 Kalendermonate beim Menschen, bei der Kuh,
43 » » 10 » » Pferde, Esel und Zebra,
10 Monate bei einigen Cetaceen (Lagenorhynchus acutus und Phocaena communis),
12 » bei Orca gladiator (Cetaceen),
13 » beim Kameel,
18 » » Rhinoceros,
24 » » Elefanten.

Die ersten Veränderungen des Eies.

Wir haben oben auf eine Reihe von Erscheinungen aufmerksam gemacht, welche auf einen vorgeschrittenen Grad der Reife des Säugethiereies hinweisen. Wenn ein Ei von den verschiedenen

Thieren zur Befruchtung geeignet sein soll, wie man es mit *Weismann* als befruchtungsbedürftig bezeichnet, so treten im Ei Veränderungen auf, die in erster Linie das Keimbläschen betreffen. *Hertwig*, *Fol*, *Balfour*, *van Bambeke*, *Bütschli*, *Flemming*, *Hoek*, *van Beneden*, *Tafani*, *Hoffmann*, *Holl* und mehrere Andere haben diesen Vorgängen besondere Aufmerksamkeit zugewendet.

Die Untersuchungen erstreckten sich auf die verschiedensten Thierclassen; besonders schön lassen sich die Vorgänge an Eiern von Echinodermen, welche in Seewasser künstlich befruchtet wurden, oder an den Eiern von Nematoden oder auch an den durchsichtigen Eiern der Säugethiere beobachten.

Die randständige Stellung des Keimbläschens, sowie das Austreten desselben aus dem Ei ist schon durch die classischen Untersuchungen von *Purkinje*, *v. Baer*, *Bischoff* bekannt geworden. Durch die Untersuchungen an den durchsichtigen Eiern mancher Wirbellosen ist festgestellt, dass das Keimbläschen erst allmälig während der Eireife aus der ursprünglich centralen Lage gegen die Peripherie hinaufrücke, und dass mit dem Randständigwerden des Keimbläschens ein Schrumpfen des Eileibes einhergeht; dieser Schrumpfungsprocess erfolgt unter Auspressung von perivitelliner Flüssigkeit, der Eileib zieht sich von der Eikapsel zurück und es entsteht zwischen beiden ein perivitelliner Raum.

Beim Kaninchen erfolgt das Randständigwerden des Keimbläschens einige Wochen vor dem Platzen der Eifollikel.

Oellacher machte diesbezüglich am Forellenei Studien, die zu folgenden Resultaten führten. Kurze Zeit nach der Besamung oder auch an unbesamten Eiern tritt auf dem Keime ein kleines schleierartiges Gebilde auf, welches den Keim bedeckt und auf Durchschnitten durch den letzteren einen von Porencanälen durchzogenen Saum darstellt. Auf der Oberfläche des Eichens zeigt sich in einem sehr frühen Entwicklungsstadium ein kleines Loch, das zu einer grösseren Höhle innerhalb des Keimes führt. Um das kleine Loch sieht man rings herum einen Saum, welcher die Fortsetzung einer die Höhle auskleidenden Membran ist. In dieser Höhle befindet sich ein kugeliger Körper mit faltiger Oberfläche. An Eichen von späteren Stadien ist die Grube mehr eröffnet, und der kugelige Körper rückt der Oberfläche des Eies näher, bis er sich von dem convex gewordenen Keime abhebt und auf diese Weise aus dem Ei eliminiert wird. Die faltige

Membran bleibt dann als eine den Keim bedeckende Schichte zurück. Die Untersuchungen an jüngeren Eiern, selbst an solchen, die noch im Eierstocke waren, lehrten ihn, dass der eliminierte Körper sammt der Membran auf dem Keime das Keimbläschen mit seinem Inhalte darstelle.

Hiezu kommt die Beobachtung, dass auf der Oberfläche des Eies unterhalb der Dotterhaut eine Ausstossung kleiner rundlicher Körperchen stattfindet, welche *Robin* als Cellules polaires bezeichnete, und die er für abgeschnürte Stücke des Protoplasmas hielt. *Fritz Müller* (1848) und *Lovén* gaben diesen Körperchen den Namen »Richtungskörperchen« (Richtungsbläschen, Corpuscules de rebut), weil bei manchen Eiern von ihrem Standort aus die Bildung der ersten Furche beginnt und durch die Lage dieser Körperchen die Richtung der ersten Theilungsebene vorgezeichnet zu sein schien. An Eiern von Serpula wurde nachgewiesen (*Schenk*), dass der Inhalt des Keimbläschens auf die Oberfläche des Eies gelangt und austritt. Verschiedene Beobachtungen lehren somit, dass die Polkörperchen auf der Oberfläche des Eies noch vor dessen Befruchtung an dem animalen (aboralen) Pole auftreten, und dass man im Allgemeinen zwei auf dem Wege der Karyokinese gebildete Richtungskörperchen vorfindet, welche hintereinander aus dem Ei ausgestossen werden.

Nach *Hertwig* und zahlreichen anderen Untersuchern erfolgt die Bildung der Richtungskörper derart, dass sich das Keimbläschen auflöst und aus den Bestandtheilen seines Inhaltes eine Richtungsspindel mit zwei Polstrahlungen an ihren Enden entsteht; diese Richtungsspindel rückt aus der Mitte des Eies gegen den animalen Pol empor, berührt mit dem einen Ende die Oberfläche des Eies und stellt sich in die Richtung des Eiradius ein. Dort, wo die Richtungsspindel an die Oberfläche des Eies anstösst, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel vor, die chromatische Aequatorialplatte theilt sich in zwei Tochterplatten, von denen die eine gegen den inneren, die andere gegen den äusseren Pol rückt, und dann schnürt sich der Hügel an seiner Basis ein und löst sich in der Mitte zwischen den beiden Tochterplatten vom Ei ab. Das abgeschnürte Stück enthält daher eine Hälfte der Richtungsspindel, nämlich den äusseren Pol mit dem zugehörigen Chromosomen und wird als erstes Richtungskörperchen bezeichnet. Die im Ei

zurückgebliebene andere Hälfte der Richtungsspindel ergänzt sich nun zu einer ganzen Spindel, und nun wiederholt sich der Process noch einmal, so dass das zweite Richtungskörperchen entsteht; dann wird von den bei der Theilung der zweiten Richtungsspindel im Ei zurückbleibenden Chromosomen ein bläschenförmiger Kern gebildet, der als Kern der reifen Eizelle (Eikern) zu bezeichnen ist. Es ergibt sich daraus, dass der Vorgang der Richtungskörperbildung als ein Knospungsprocess aufzufassen ist, und dass man in ihnen rudimentäre (abortive) Eier erblicken kann (*Mark*, *Bütschli*). In den meisten Fällen werden drei Richtungskörper gebildet, indem das erste Richtungskörperchen sich in zwei Theile spaltet, so dass das Ei mit seinen Richtungskörperchen einen Complex von vier Zellen bildet. Bei der Biene soll das erste Richtungskörperchen ungetheilt bleiben und dafür das zweite Körperchen die Theilung erfahren.

E. van Beneden nahm an, dass die Richtungskörperchen die Aufgabe haben, die im Ei vorhandenen männlichen Kernbestandtheile zu entfernen, so dass das Ei zu einer rein weiblichen und befruchtungsfähigen Zelle werden sollte.

Weismann schrieb den Richtungskörpern eine Bedeutung für die Vererbung zu; er führte an, dass bei allen befruchtungsbedürftigen Thiereiern zwei Richtungskörperchen als Vorbereitung zur Embryonalentwicklung ausgestossen werden, aber bei den parthenogenetischen Eiern, wie *Blochmann* zuerst nachwies, nur ein Richtungskörperchen austrete; durch das erste Richtungskörperchen werde das überflüssig gewordene Plasma (ovogenes Kernplasma) entfernt, durch das zweite Richtungskörperchen aber werde ein Theil entfernt (Keimplasma), der bei der Befruchtung von der männlichen Keimzelle ersetzt werden müsse (Reductionstheilung); bei der Parthenogenese werde das ganze Keimplasma in der Eizelle reserviert, bei dem Ei aber, welches befruchtet werden soll, werde nicht das ganze Ahnenplasma erhalten, sondern bei dem Acte der Befruchtung durch Beimischung von Seiten des männlichen Individuums verändert.

Nach der Abschnürung der Richtungskörperchen gestaltet sich bei dem reifen Ei der im Ei zurückbleibende Rest zu einem Kerngebilde um, welcher als Eikern (*Hertwig*) oder als Pronucleus femininus (*van Beneden*) bezeichnet wird. Es erscheint dann der

dem Kern angrenzende Theil des Protoplasmas im frischen Ei radiär gestreift (Fig. 20). Es ist somit der Streit, ob das Keimbläschen im Ei bestehen bleibe und sich bei der Furchung theile, oder ob die Eizelle nach Verlust des Kernes erst wieder durch die Befruchtung einen Kern erhalte, als erledigt anzusehen.

Die Veränderungen des Eies während der Befruchtung.

Das Eindringen des Spermas in das Ei war schon von früheren Autoren, wie *Newport, Bischoff, v. Baer* etc., constatirt worden. Betrachtet man die Abbildungen, welche aus dieser Zeit stammen, so entnimmt man ihnen, dass die damaligen Vorstellungen von den gegenwärtigen wesentlich verschieden sind. Während man früher annahm, dass viele Spermatozoen theils durch die Mikropyle, theils durch die Poren der Zona pellucida in das Innere eines Eies eindringen, ist man gegenwärtig nach den Angaben von *Fol, Hertwig, Balfour* und mehreren Anderen der Ansicht, dass unter normalen Verhältnissen nur ein Spermatozoon in das Innere des Eies tritt. Zur Untersuchung dieses Vorganges eignen sich nach *Hertwig's* ersten einschlägigen Arbeiten am besten die Eier von Seeigeln, die man künstlich in Seewasser befruchtet. Zweckmässig ist auch die Untersuchung der durchsichtigen Eier mancher Serpularien; man eröffnet die härtere Röhrenschale und bringt ein männliches und ein weibliches Individuum in Seewasser zusammen; beide stossen unter Krümmungen ihres Körpers ihre Genitalproducte aus und es erfolgt eine Befruchtung der Eichen. Diese Eier werden nun im Seewasser mikroskopisch untersucht, und man kann sich in einer verhältnismässig kurzen Zeit über die Vorgänge von der Befruchtung bis zu einem ziemlich hohen Grade der Entwicklung orientieren.

Mit den Befruchtungsvorgängen der höheren Organismen stimmen die Vorgänge bei der Conjugation der einzelligen Thiere vollständig überein (*Bütschli, Maupas, R. Hertwig*). Die Conjugation (von Colpidium colpoda) beginnt nach *Maupas* damit, dass zwei einander gleichartige Individuen sich mit derjenigen Seite, welche die Mundöffnung (Cystotom) trägt, aneinander legen und nach Resorption der Cuticula in einem schmalen Bezirke miteinander verschmelzen, so dass die beiden Individuen durch eine Protoplasmabrücke in Verbindung stehen (äussere Conjugation);

darauf nehmen die Erscheinungen der inneren Conjugation ihren Anfang. In jedem einzelligen Thiere finden sich zwei Kerne, ein Makronucleus (Hauptkern) mit gleichartiger, dichter Chromatinstructur und ein Mikronucleus (Paranucleus, Nucleolus, Nebenkern) mit einem chromatischen Verdichtungsherde. Während der Conjugation zerfällt nun der Makronucleus und unterliegt einer allmäligen Resorption, der Mikronucleus theilt sich in beiden sich conjugierenden Zellen in zwei Tochterkerne, und diese theilen sich wieder, so dass in jedem Individuum nur vier Kerne bestehen, von denen sich aber nur ein einziger, der der Protoplasmabrücke zunächst liegende Kern erhält; dieser Kern theilt sich in zwei weitere Kerne (Conjugationskerne). Nun erfolgt zwischen den beiden Individuen ein Kernaustausch; jedes Individuum behält einen der beiden Conjugationskerne als stationären Kern und erhält von dem anderen Individuum einen Wanderkern, der sich mit dem stationären Kern conjugiert; nach Vollziehung des Austausches schwindet die Protoplasmabrücke und wir haben wieder zwei getrennte Individuen, von denen jedes einen conjugierten Kern besitzt, der sich wiederum theilt; jeder der nun entstehenden Tochterkerne theilt sich wieder und liefert zwei Kerne, von denen der eine zu einem neuen Hauptkern, der andere zu einem neuen Nebenkern wird. Zum Studium dieser Vorgänge empfiehlt *Maupas* die Paramaeciumarten, welche am besten in einer Lösung von gekochtem Mehl gezüchtet werden; die auf diesen Nährmaterialien sich entwickelnden Bakterien dienen ihnen zur Nahrung. Aus mehreren solchen Culturen mischt man zum Zwecke der Conjugation einige Individuen auf Objectträgern und stellt sie in die feuchte Kammer, in der die Conjugation bald beginnt.

Man kann den Vorgang, dass von den vier durch die zwei ersten Theilungen gebildeten Kernen nur ein einziger für die Weitertheilung bestimmt ist, mit vollem Rechte der Bildung der Richtungskörper zur Seite stellen, und der Austausch der Wanderkerne ist mit der Befruchtung der höheren Thiere in Vergleich zu bringen; *Maupas* bezeichnet den stationären Kern als den weiblichen und den Wanderkern als den männlichen Pronucleus.

Der Zeitpunkt der Abtrennung der Richtungskörperchen ist bei den verschiedenen Thierclassen nicht gleich. Meist erfolgt die Bildung derselben noch vor dem Eintritt der Spermatozoen in das

Ei; bei dem Neunauge, bei Branchipus, bei Salpa, bei einigen Copepoden und Nacktschnecken wird das erste Richtungskörperchen vor dem Eindringen und das zweite Richtungskörperchen nach dem Eindringen des Spermatozoons abgeschnürt; bei Ascaris megalocephala erfolgt die Bildung der beiden Richtungskörperchen erst nach dem Eindringen des Spermatozoons, so dass hier erst die Befruchtung das Ausstossen der Richtungskörperchen zu veranlassen scheint. Bei den Säugethieren und beim Menschen werden die Richtungskörperchen noch innerhalb des Ovariums abgeschnürt, so dass schon vor dem Platzen des *Graaf*'schen Follikels zwei Richtungskörper im perivitellinen Raum liegen.

Gewöhnlich erfolgt die Ausstossung der beiden Richtungskörperchen an der gleichen Stelle; bei Ascaris und bei den Säugethieren erfolgt ihre Abschnürung in einiger Entfernung von einander, und bei den Säugethieren können, wie *Bonnet* bemerkt, die Richtungskörper auch an beiden Eipolen einander gegenüberliegen, was vielleicht auf eine nachträgliche Verschiebung zurückzuführen ist.

In den meisten Fällen werden die Richtungskörperchen vollständig ausgestossen; bei den Fliegen und Bienen aber erfolgt keine völlige Abschnürung, und ihre Kerne bleiben in der Peripherie des Dotters liegen, bis sie nach und nach resorbiert werden.

Zum Studium der Reifungsvorgänge bei Echinodermen empfiehlt es sich, die Schale der frisch eingefangenen Thiere durch einen radiären Schnitt zu eröffnen, die Sexualorgane des Thieres herauszuheben und in Seewasser zu schütteln; viele der hiebei herausfallenden, dem freien Auge als weisse Pünktchen erscheinenden Eier beginnen sofort ihren Reifungsprocess, welcher etwa zwei bis drei Stunden dauert. Das Keimbläschen wird undeutlich und verliert seinen scharfen Contour, der Keimfleck schwindet, es bildet sich eine Spindel, und endlich wird ein Richtungskörperchen ausgetrieben. *Bergh* empfiehlt, die Eier in Pikrinessigsäure zu fixieren und in Boraxcarmin zu färben. Zum Studium der Befruchtungserscheinungen wird die künstliche Befruchtung in der Art vorgenommen, dass man die durch Schütteln aus den Ovarien entfernten Eier mit einem spermahältigen Wasser zusammenbringt, das man durch Schütteln des Hodens in Seewasser hergerichtet hat. Der Befruchtungsvorgang dauert etwa zehn Minuten.

Um die Eier von Ascaris megalocephala zu untersuchen, entnimmt *Bergh* die Eiröhren den ganz frischen und lebenden Thieren, fixiert sie 24 Stunden lang in Pikrinessigsäure, bringt sie in 70procentigen Alkohol, welcher während 24 Stunden mehrmals gewechselt wird, färbt sie in Boraxcarmin und untersucht in Glycerin. Um eine Doppelfärbung zu erhalten, fixiert man die Eier durch einige Stunden in einer Mischung von fünf Theilen absoluten Alkohols und einem Theil Eisessig und färbt durch 24 Stunden in einer Farbmischung von Bismarckbraun und Malachitgrün (Bismarckbraun und Malachitgrün je $^1/_4 g$, destilliertes Wasser $100 g$ und Glycerin $10 g$); die Untersuchung erfolgt in Glycerin; die Chromosomen werden braun, die Centrosomen grün gefärbt.

Fig. 19.

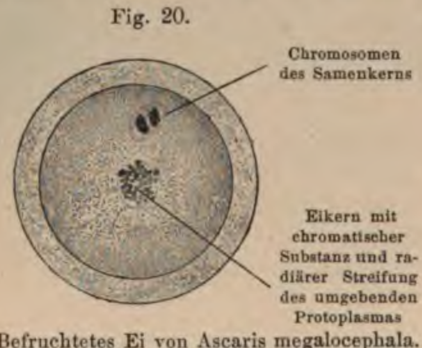
Befruchtung eines Eies von Asterias glacialis, nach *Fol.*

Man sieht zu Anfang die Spermatozoen um das Eichen in lebhafter Bewegung; die meisten derselben sind radiär zur Oberfläche des Eies gerichtet. An der Stelle, wo das Spermatozoon in das Innere des Eies einzudringen hat, tritt der **Empfängnishügel** (**Cône d'attraction** nach *Fol*, **Imprägnationshügel**) als eine kleine, homogene Erhabenheit hervor, an der gleichsam ein Theil des Dotters emporragt (Fig. 19). Der Kopf des eindringenden Spermatozoons berührt diese Hervorragung, dringt in sie ein und tritt in das Innere des Eies. Bei der Beobachtung dieses Vorganges muss das Mikroskop genau auf die Stelle dieses Eindringens eingestellt werden, da viele Spermatozoen höher und tiefer als die Ebene liegen, in welcher das Eindringen statthat, und dadurch die Beobachtung erschwert ist.

Ist der Kopf des Spermatozoons in das Ei gelangt, so bildet sich an der Eintrittsstelle eine Verklebung der Dotterhaut aus. Auf der Oberfläche des Eies scheidet sich dann ein festes Häutchen aus (**Befruchtungsmembran**), so dass die übrigen Spermatozoen

nicht mehr eindringen können; an der Stelle, wo der Kopf des Spermatozoons im Dotter verweilt, bildet sich ein neuer Kern, an welchem sich auch ein Theil des Protoplasmas dadurch betheiligt, dass sich dessen Körnchen in radiärer Richtung lagern.

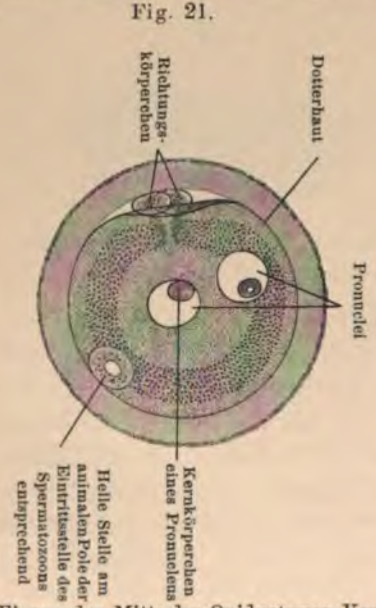
Fig. 20.



Befruchtetes Ei von Ascaris megalocephala. *Reichert*, Ocular III, Objectiv 8*a*.

Zur Zeit des Eintritts des Spermatozoons ist die Körnchenmasse in der Nähe der Oberfläche des Dotters mehr rarificiert. Hat sich nun die radiäre Streifung an dem Kerne geformt, welcher sich aus dem Spermakopf bildet, so zeigt sich bald, dass die Lichtung am Eirande verschwindet. Dies weist darauf hin, dass innerhalb des Protoplasmas Bewegungen eingeleitet werden,

Fig. 21.



Ei aus der Mitte des Oviducts von Vespertilio mystacinus (Cheiroptera), nach *van Beneden* und *Julin*.

Fig. 22.

Rest des Spermatozoons
Richtungskörperchen
Chromosomen des zweiten Richtungskörperchens
Pronuclei

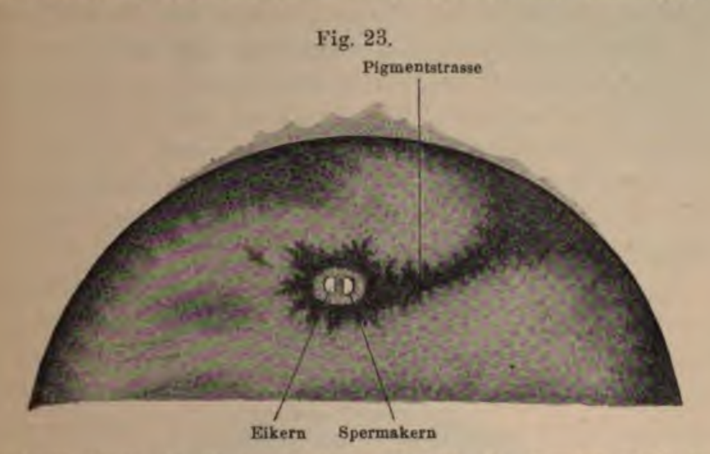
Befruchtetes Ei von Ascaris megalocephala. *Reichert*, Ocular III, Objectiv 8*a*.

welche sich wahrscheinlich auch an der Verschiebung des neuen Kernes betheiligen.

Im Gegensatze zu jenem Kerne, den man als **weiblichen Vorkern** (*van Beneden*) oder als **Eikern** (*Hertwig*) bezeichnet, nennt man den zweiten Kern,

der im Ei aus dem Kopf des Spermatozoons entsteht, den männlichen Vorkern (Pronucleus masculinus, *van Beneden*), oder

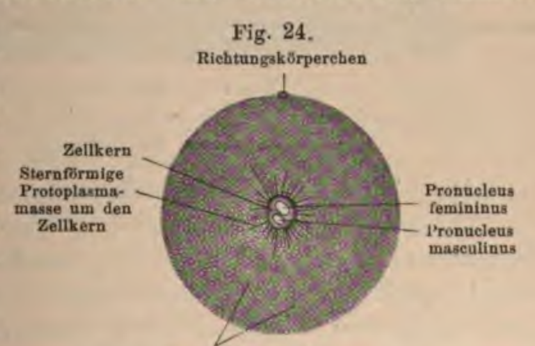
Fig. 23.



Durchschnitt durch ein Ei von Rana temporaria, $2^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung, nach *Hertwig*.

Spermakern (*Hertwig*) (Fig. 20). Beide Kerne rücken mit ihren Strahlensonnen (Spermacentrum und Ovocentrum) einander näher (Fig. 21) und die strahlige Anordnung des Protoplasmas beider Kerne kommt zur gegenseitigen Berührung (Fig. 22); endlich stossen beide Kerne in der Nähe des Eicentrums aneinander (Fig. 23), und wir haben ein befruchtetes Ei vor uns, in welchem die Copulation stattgefunden hat, und welches statt zweier Kerne einen einzigen Kern zeigt (Fig. 24). Dieser neue Kern wird nach *Hertwig* als Kern der ersten Furchungskugel (erster Furchungskern) bezeichnet.

Fig. 24.

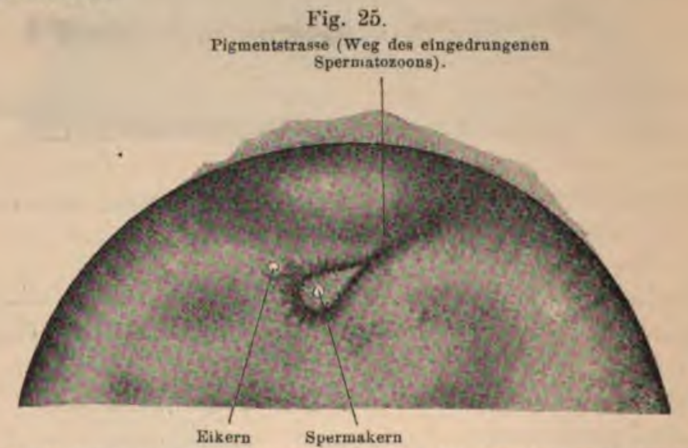


Befruchtung eines Eies von Branchipus (Crustacee), nach *Brauer*.

Diese Beobachtungen haben auch bei den Eiern anderer Thierclassen ihre Bestätigung gefunden; sowohl bei den niederen, als

auch bei den höheren Thieren zeigen sich ziemlich gleiche Vorgänge bei der Befruchtung, wenn auch in mancher Beziehung Verschiedenheiten auftreten. Es ist das Verdienst von *E. van Beneden's*, diese Vorgänge bei Säugethieren genau beobachtet zu haben; *Kupffer* und *Benecke* studierten das Ei von Petromyzon; *van Bambeke* fand bei den Amphibien einen Pigmentstreifen, welcher den Weg des Spermatozoons im Ei anzeigt (Fig. 25). *Salenski* constatierte am Ei des Störs dieselben Erscheinungen, *Fol* und *Selenka* machten an Wirbellosen eingehende Studien, so bei Hirudineen, Nematoden und Mollusken.

Fig. 25.



Durchschnitt durch ein Ei von Rana temporaria, $1\frac{1}{2}$ Stunden nach der Befruchtung, nach *Hertwig*.

Die Frage, ob ein oder mehrere Spermatozoen in das Innere des Eies eindringen, wurde auch Gegenstand der Controverse; *Kupffer* und *Benecke* glaubten, dass ausser dem einen, unmittelbar ins Ei eindringenden Spermatozoon noch andere durch die Dotterhaut durchtreten; *Fol* und *Hertwig* wiesen aber nach, dass nur ein Spermatozoon eindringe, und nahmen an, dass in den Fällen, wo thatsächlich mehrere Spermatozoen in das Ei eintreten, es nicht zur normalen Entwicklung komme, sondern, wie *Balfour* hervorhebt, sich mehrere männliche Vorkerne bilden, welche sich alle mit dem Eikerne zu vereinigen suchen und damit zu Entwicklungsanomalien und zur Bildung von Monstrositäten führen. *Selenka* fand aber an den Eiern von Toxopneustes, dass auch aus disperm befruchteten Eiern normale Individuen hervorgehen können. Nach den Unter-

suchungen von *O.* und *R. Hertwig* treten in das Ei von Echinus nur dann mehrere Spermatozoen ein, wenn das Ei krankhaft verändert ist; es gelang ihnen, durch die Einwirkung verschiedener Arzneistoffe, wie Chloralhydrat und Chinin, auf das Ei, sowie durch mechanische und thermische Reize das Eindringen mehrerer Spermatozoen in ein Ei (Polyspermie) zu erzielen; sie erklärten dies dadurch, dass diese Mittel die Abscheidung der Befruchtungsmembran an der Eintrittsstelle des Spermatozoons hemmen. Nach *Sala* zeigten Eier von Ascaris megalocephala, die bei einer unter dem Gefrierpunkt liegenden Temperatur erhalten wurden, bei der Befruchtung eine Polyspermie (pathologische Polyspermie).

Dagegen haben die Untersuchungen von *Rückert* an den Eiern des Haifisches und von *Oppel* an den Eiern verschiedener Reptilien gezeigt, dass die Monospermie nicht für alle Thiere als stringentes Merkmal gelte. *Kupffer* wies an Eiern von Petromyzon und von Kröten nach, dass neben einem die Befruchtung vollziehenden Spermatozoon noch weitere, anscheinend abgestorbene Spermaköpfe vom Ei aufgenommen werden. *Blochmann* und *Henking* wiesen bei den Insecteneiern das Bestehen mehrerer Mikropylen nach und beobachteten nicht selten das Eindringen mehrerer Spermatozoen in ein Ei, von denen sich aber nur ein einziges an der Befruchtung betheiligt, während die anderen innerhalb des Eies zugrunde gehen. *Rückert* studierte das Schicksal der in das Ei eingedrungenen, aber an der Befruchtung nicht betheiligten Spermatozoenköpfe. Er fand in befruchteten Haifischeiern auf dem der Bildung des ersten Furchungskernes vorangehenden Stadium neben dem Eikern zahlreiche Spermakerne vor, von denen jeder sein Centrosoma und seine Protoplasmastrahlung hat; einer von ihnen, wahrscheinlich der dem Eikern zunächst liegende, rückt gegen den Eikern hin und verschmilzt mit ihm zum ersten Furchungskern, durch dessen Theilung die weiteren Furchungskerne (Holocytenkerne) entstehen. Die anderen Spermakerne aber treten mit ihren Protoplasmahöfen in den Dotter aus, theilen sich dort und bilden die Dotterkerne (Merocytenkerne), nehmen aber an dem Aufbau des Embryonalleibes keinen Theil. Aehnliche Beobachtungen machte *Oppel* an den Eiern verschiedener Reptilien. *Boveri* vermuthet, dass die physiologische Polyspermie sich auch bei den Vögeln finde, da man auch hier Dotterkerne sieht. Auch bei den Landmollusken und

vielen Insecten findet sich eine physiologische Polyspermie; doch bildet nur das ersteingedrungene Spermatozoon einen Spermakern, während die übrigen Spermatozoen wahrscheinlich im Dotter resorbiert werden.

Es zeigt sich somit, dass zur Befruchtung nur ein einziger Spermatozoonfaden verwendet wird. Dieser allein vermittelt die Befruchtung und die Uebertragung väterlicher Eigenschaften. Das Eindringen mehrerer Spermatozoen wird entweder von vorneherein gehindert, oder das Ei lässt zwar mehrere Spermatozoen eintreten, scheidet aber die überschüssigen Spermakerne aus. *Boveri* macht darauf aufmerksam, dass die physiologische Polyspermie gerade den grössten Eiern zukommt. Möglicherweise ist die Polyspermie eine Anpassungserscheinung an die Grösse des Eies, da in einer grossen Protoplasmamasse bei einer grösseren Zahl von Spermakernen mehr Aussicht für das Zusammentreffen von Eikern und Spermakern besteht, als wenn nur ein einziger vorhanden wäre.

Bezüglich der Entwicklungsstufen, auf denen Eikern und Spermakern bei ihrer Vereinigung stehen, muss man zwei Typen unterscheiden. Bei dem einen Typus sind die Kerne bei ihrer Verschmelzung mit Kernsaft erfüllte Bläschen mit einem chromatischen Gerüste und mehreren chromatischen Nucleolen; erst der aus ihrer Vereinigung hervorgehende erste Furchungskern zeigt mitotische Figuren. Bei dem zweiten Typus macht jeder Geschlechtskern die zur Theilung führende Metamorphose selbständig durch; man kann diesen Typus sehr gut an den von *E. van Beneden* studierten Eiern der Ascaris megalocephala verfolgen; das chromatische Gerüst zieht sich zu zwei bandförmigen Chromosomen zusammen, die Kernbläschen lösen sich auf, der Kernsaft vereinigt sich mit dem Zellprotoplasma, die Nucleolen verschwinden, und es bleiben von jedem Kern nur die beiden Chromosomen im Protoplasma zurück; unterdessen haben sich in der Eizelle die beiden Centrosomen ausgebildet, unter deren Einfluss sich die vier Chromosomen zur Aequatorialplatte zwischen beiden Centrosomen aneinanderlegen; dann spaltet sich jedes Chromosoma der Länge nach in zwei gleiche Theile, so dass acht Chromosomen vorhanden sind, von denen je vier gegen die beiden Centrosomen hinrücken. Diese Beobachtung *van Beneden's* wurde von einer ganzen Reihe von Forschern an anderen Objecten bestätigt (*Carnoy*, *Boveri* etc.). Die Zahl der Chromosomen variiert

sehr bedeutend, ist aber in jedem Falle bei dem Eikern genau so gross wie bei dem Spermakern. Bei einer Varietät des Pferdespulwurmes zeigt jeder Geschlechtskern nur ein Chromosoma, beim Flusskrebs nach *Boveri* über hundert Chromosomen. Es ist anzunehmen, dass von den Chromosomen des ersten Furchungskernes die eine Hälfte vom Vater und die andere Hälfte von der Mutter stammt; bei der Theilung der Eizelle in zwei Tochterzellen erhält jede derselben genau die gleiche Menge von väterlicher und von mütterlicher Chromatinsubstanz.

Fol zeigte am Ei des Seeigels, dass sich das vom Spermatozoon eingeführte Centrosoma gegenüber dem Centrosoma der Eizelle während der Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne zum ersten Furchungskern in der Nachbarschaft der Kernmembran aufstellt, worauf jedes der beiden Körperchen hantelförmig wird und einem Theilungsprocesse unterliegt; die dabei entstehenden Hälften rücken nach entgegengesetzten Richtungen auseinander, so dass die vier Körperchen nach Art der Ecken eines Quadrates gegen einander angeordnet sind; nun liegt auf jeder Seite des Furchungskernes je eine Hälfte des Eicentrosomas und je eine Hälfte des Spermacentrosomas; diese beiden Theilstücke nähern sich und verschmelzen miteinander, so dass nun die Polkörperchen der Spindel hergestellt sind (Quadrille des centres). Die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel stammen somit zur einen Hälfte vom Centrosoma des Spermatozoons und zur anderen Hälfte vom Centrosoma der Eizelle ab. Gegenüber dieser Lehre *Fol's* behaupten *Boveri* und *Vejdovsky*, dass sich das Centrosoma der Eizelle vollständig zurückbildet, und dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel von dem Centrosoma des Spermatozoons gebildet werden.

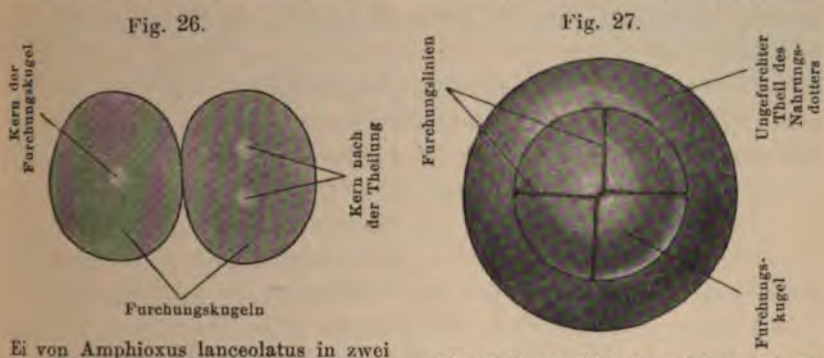
Ueber die Rolle, welche den Centrosomen bei der Befruchtung zukommt, sind die Ansichten noch wesentlich different. Aus den Versuchen, welche *Boveri* über die pathologische Polyspermie angestellt hat, scheint hervorzugehen, dass das Centrosoma der Eizelle an der Embryonalentwicklung nur in untergeordnetem Masse betheiligt ist; die Unfähigkeit der Eizelle zu selbständiger Entwicklung wäre dann — von der Parthenogenese abgesehen — auf die Schwächung des Centrosomas zurückzuführen, welches nicht mehr im Stande ist, die Theilungsvorgänge in Bewegung zu setzen, sondern einer Ergänzung durch das Spermacentrosoma bedarf. Dem

Spermacentrosoma kommt demnach ein überwiegender Antheil an dem Theilungsvorgang zu, und *Boveri* hält es für möglich, dass dasselbe im Stande sei, selbständig den Theilungsprocess zu dirigieren. Als Stütze für diese Behauptung führt er die von ihm und von *Vejdovsky* gemachten Beobachtungen an, dass es Eier gibt, deren Centrosoma nicht an der Embryonalentwicklung theilnimmt oder bei denen, wie bei Ascaris und Rhynchelmis, ein Centrosoma überhaupt zu fehlen scheint.

Die Veränderungen des Eies nach der Befruchtung.

Nach der Befruchtung gibt die Eizelle ihre Entwicklungsthätigkeit dadurch kund, dass sie sich in gesetzmässiger Weise mehrfach theilt, bis allmälig kleinere Elemente entstehen, die endlich zu den gewebsbildenden Elementen werden. Diese Zerklüftung des Protoplasmas wird Furchungsprocess oder Segmentationsprocess genannt. Nach der Art der Furchen unterscheidet man meridionale Furchen, welche in der Ebene der Hauptachse verlaufen, und äquatoriale Furchen, welche darauf senkrecht stehen. Die entstehenden Producte heissen Furchungsstücke (Blastomeren). Zum Studium der äusseren Vorgänge eignen sich besonders die grösseren Eier der Batrachier (Frösche, Kröten, Tritonen, Salamander), an denen man mit Hilfe einer Lupe äusserlich die Grenzen der Furchungsstücke beobachten kann. Auch die kleineren Eichen von Wirbellosen (Echinodermen, Röhrenwürmer, Ascidien etc.), welche man künstlich in Seewasser befruchtet, liefern ein vorzügliches Untersuchungsmaterial; bei diesen ist es möglich, mit stärkeren Vergrösserungen die Furchungsvorgänge zu studieren; die Echinodermeneier zeigen schon eine Stunde nach der künstlichen Befruchtung eine deutliche Furchung. Die Furchung wurde zuerst von *Swammerdam* am Froschei gesehen, aber erst 1824 von *Prevost* und *Dumas* genauer beschrieben; doch fasste man den Process als oberflächliche Furchenbildung auf, und erst *Baer* erkannte, dass es sich um eine wirkliche Zerklüftung handle. *Kölliker* betrachtete die Eifurchung als eine Art Zelltheilung, und *Remak* wies darauf hin, dass die Furchung nicht bei allen Eiern gleich sei, und dass sich die dotterarmen Eier ganz furchen (holoblastische Eier), die dotterreichen Eier aber nur einer theilweisen Furchung unterliegen (meroblastische Eier).

Am animalen Pole, also an jenem Pole, an dem die Richtungskörperchen ausgetreten sind, entsteht anfangs eine Furche, welche immer tiefer wird, bis sich das Ei in zwei Stücke zerklüftet (Fig. 26).

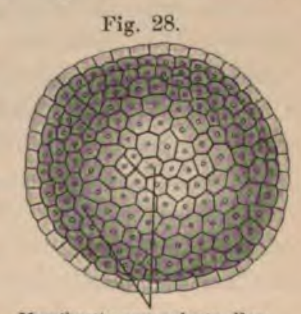


Ei von Amphioxus lanceolatus in zwei Furchungskugeln zerfallen, nach *Kowalewsky*.

Oberflächenansicht eines Eies von Lepidostens mit zwei Verticalfurchen, nach *Balfour-Parker*.

Bald tritt eine darauf senkrechte Furche auf, wodurch vier grössere Stücke entstehen (Fig. 27); dann wechseln wieder meridionale, durch die Hauptachse gehende und äquatoriale auf den Meridionalfurchen senkrecht stehende, also Parallelkreisen entsprechende Furchen miteinander ab, bis man an der Oberfläche des Eies, entsprechend den einzelnen Furchungsstücken, die mosaikartig angeordneten Furchen (Fig. 28) sieht; die Felder in der Nähe des animalen Poles sind bei den Batrachiern kleiner als an der unteren Hälfte des Eies. Bei den Eiern von Serpularien und auch bei den Eiern der Säugethiere ist diese Unregelmässigkeit in der Grösse der Furchungsabschnitte, welche am Froschei ungemein deutlich ist, nicht wahrzunehmen, sondern die einzelnen Segmente an den verschiedenen Polen sind von ziemlich gleicher Grösse. Bei anderen Eiern wird nur das Protoplasma gefurcht; man findet gleichfalls eine gewisse Regelmässigkeit in der typischen Anordnung der sich kreuzenden Furchen, wobei nach einer gewissen Zeit die randständigen Furchungsstücke grösser und die mittelständigen Stücke kleiner sind.

Fig. 28.



Mosaikartig angeordnete Furchungszellen mit deutlichen Kernen

Morulastadium von Amphioxus lanceolatus, 4 Stunden nach dem Auswerfen des Eies, nach *Kowalewsky*.

Nicht selten beobachtet man auch bei manchen Eiern, dass sich bei diesem Theilungsprocesse Anomalien kundgeben, indem bald nach der ersten Theilung in zwei Hälften nicht eine paarige Anzahl, sondern eine unpaare Anzahl von Furchungsstücken auftritt.

Neben diesen äusseren Vorgängen haben wir auch auf die inneren Vorgänge im Ei unsere Aufmerksamkeit zu lenken, da sie von eminenter Bedeutung für die Lehre von der Zelltheilung sind.

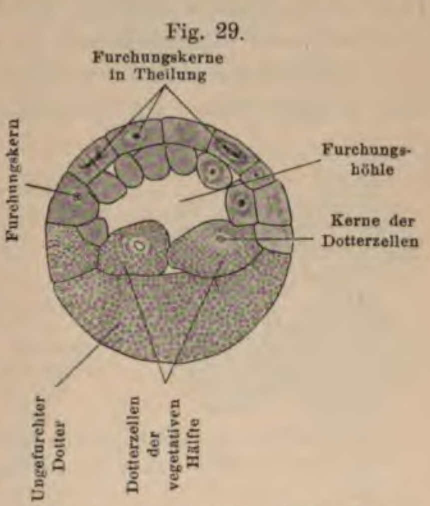
Die erste Art der Vermehrung der Zellen ist karyokinetisch. Der Kern, welcher aus dem männlichen und weiblichen Vorkern gebildet wurde, wird derart gelagert, dass die Längsachse seiner Spindel bei der Anlage der Furchen durch die erste meridionale Furche gekreuzt wird. Ist nun die Furche gebildet, so dass die ersten zwei Furchungskugeln entstehen, so enthält jede an chromatischer und achromatischer Substanz die Hälfte des ersten unpaaren Kernes und in dieser Hälfte Bestandtheile der Kerngebilde sowohl des männlichen als auch des weiblichen Vorkernes. *van Beneden* zeigte, dass bei dieser ersten Furchung in jeder Furchungskugel zwei chromatische Schleifen auftreten, und wies nach, dass die eine dem männlichen, die andere dem weiblichen Vorkerne entstamme. Die Anzahl der Schleifen in den Furchungskugeln wechselt nach der Art des Thieres; bei jeder einzelnen Art erhält sich aber die Zahl der Schleifen während des Furchungsprocesses constant. Bei der fortschreitenden Theilung lagern sich die chromatischen Schleifen mit der Convexität gegen den Pol des Eies, theilen sich, lagern sich um (Metakinesis) und ordnen sich zu sternartigen Figuren (Aster und Diaster); darauf treten wieder in den Tochterzellen beide Arten von Kernsubstanz, chromatische und achromatische Substanz auf.

Untersucht man die gefurchten Eier in späteren Stadien (Fig. 29), so sieht man die karyokinetischen Formen nicht in allen Kernen, sondern es treten häufig manche Abweichungen in den Zellkernen mit Rücksicht auf die Anordnung der chromatischen Substanz auf; bei manchen Thierclassen zeigen sich diese Aenderungen besonders deutlich; anderseits trifft man constant neben den Kernen mit karyokinetischen Figuren auch solche Kerne, welche in ein globuläres Gebilde umgeformt sind, indem die chromatische und achromatische Substanz der Kernspindel mit einander verschmelzen und

eine maulbeerartige Form des Kernes resultiert; die einzelnen rundlichen Kügelchen in diesen Kernen heissen Kernelemente (*E. Schwarz, Janošik, Strasburger*).

Der Furchungsprocess lässt sich durch sämmtliche Classen der Thiere verfolgen; nach einer gewissen Reihe von Theilungsvorgängen tritt bei den Metazoen eine Form des Eies auf, welche als Moruläform bezeichnet wird, in der einzelne kugelförmige Gebilde, die Furchungskugeln (Blastomeren), dicht aneinander gelagert sind. Bald darauf ordnen sich die Furchungskugeln um eine bald grössere, bald kleinere Höhle, welche Furchungshöhle (Blastocoel) genannt wird, und bilden ein die Höhle umgebendes einschichtiges Epithel (Blastoderm); diese Entwicklungsstufe wird als Blastula (Blastosphaera oder Keimblase) bezeichnet. Wenn sich die Zellen während der Furchung dicht aneinander legen und die Anordnung nur nach einer Fläche erfolgt, so entsteht eine zweischichtige Platte mit einer kleinen spaltförmigen Furchungshöhle; man pflegt diese Form, welche sich bei einigen Nematoden, wie bei Cucullanus, findet, als Plakula zu bezeichnen.

Fig. 29.



Keimblase des Axolotls, nach *Belloncі*.

Aequale und inäquale Furchung.

Nach der Verschiedenartigkeit in der Furchung unterscheidet man eine äquale und eine inäquale Furchung.

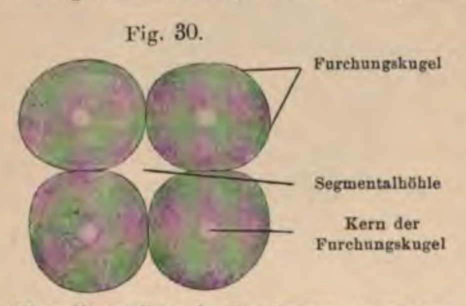
Die Eier vieler Echinodermen und vieler Würmer, welche sehr wenig Deutoplasma besitzen, furchen sich derart, dass die einzelnen Furchungskugeln schon bei der Zwei- und Viertheilung einander an Grösse gleichstehen; man bezeichnet diese Art der Furchung als äquale Furchung.

Die Furchungshöhle ist im Stadium der Blastulaform central gelegen, ziemlich gross und ringsum von einer einzelligen Schichte umgeben (Archiblastula).

Der äqualen steht die inäquale Furchung gegenüber; diese findet sich bei den Eiern, in welchen das Protoplasma mit einer grösseren Menge von Deutoplasma gemengt ist, wie bei den Eiern der Cyclostomen und Batrachier, sowie bei den Eiern mit telolecitalem oder centrolecitalem Stande des Deutoplasmas. Bei geringeren Unterschieden in der Grösse der Furchungskugeln spricht man von einer adäqualen Furchung, wie beim Ei des Amphioxus (Fig. 30) und bei vielen Echinodermen.

Bei jenen Eiern, in welchen sich innerhalb des Protoplasmas eine grössere Menge von Deutoplasma findet, werden während des Furchungsprocesses die dem animalen Pole näher liegenden Furchungsstücke kleiner als die dem vegetativen Pole zugekehrten. *Flemming* hat einen extremen Typus der ungleichen Vertheilung der verschieden grossen Furchungskugeln an Anodonta piscinalis beschrieben; das anfänglich gleichmässig mit Dotterkörnchen versehene Ei treibt nach der Befruchtung auf der einen Seite eine an Körnchen sehr arme Vorragung, welche sich als kleines helles Segment vom grösseren Theile des Eies absondert; in ähnlicher Weise entsteht eine zweite Vorragung und gleichzeitig eine Theilung des hellen Segmentes. Die Fortdauer eines solchen Knospungs- und Furchungsvorganges führt zur Bildung einer ansehnlichen Zahl von kleinen Segmenten und eines einzigen grossen Segmentes, zwischen denen sich eine Furchungshöhle befindet (Fig. 31). Schliesslich theilt sich auch das grosse Dottersegment in dotterreiche Theile (Fig. 32 und 33), so dass der obere Theil des Keimes aus einem Haufen dunkler rundlicher Zellen, der untere Theil aus hellen, abgeflachten Zellen besteht.

Fig. 30.



Vierzellenstadium des Furchungsprocesses von Amphioxus lanceolatus, nach *Kowalewsky*.

Bei der gewöhnlichen Form der inäqualen Furchung wird die obere Hälfte des Eies rasch zerklüftet, so dass die Furchungs-

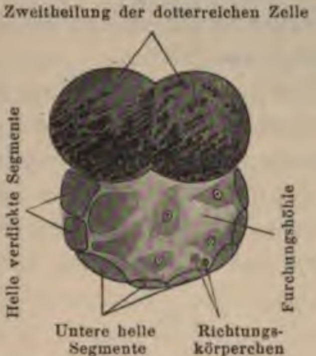
stücke an Grösse rasch abnehmen; die untere Hälfte furcht sich langsam, so dass die Theilstücke längere Zeit gross bleiben;

Fig. 31.

Ursprüngliche dotterreiche Zelle
Helle verdickte Segmente
Richtungskörperchen
Furchungs-höhle
Helle abgeflachte Segmente

Furchung eines Embryos von Anodonta piscinalis (Najaden), nach *Flemming*.

Fig. 32.



Furchung eines Embryos von Anodonta piscinalis (Najaden), nach *Flemming*.

die Furchungshöhle findet sich gewöhnlich excentrisch in jener Hälfte des Eies, welche dem animalen Pol zugehört, und ist ringsum von

Fig. 33.



Furchung eines Embryos von Anodonta piscinalis (Najaden), nach *Flemming*.

Fig. 34.



Durchschnitt durch ein Ei von Bufo cinereus in dem Bereiche des *Rusconi*schen Feldes, nach *Stricker*. *F* Furchungshöhle; *D* Decke der Furchungshöhle; *N* Eingang in die Darmhöhle; *P* Dotterpfropf; *z* Grenze zwischen Darmhöhle und Furchungshöhle.

mehreren Zellenlagen umgeben; jene Zellen, welche am Boden der Höhle liegen, sind stets grösser als diejenigen, welche die Decke

der Furchungshöhle bilden, eine Beobachtung, die zuerst *Stricker* am Ei von Bufo cinereus gemacht hat (Fig. 34). Das Blastulastadium der Eier mit inäqualer Furchung (Amphiblastula) ist somit von dem Archiblastulastadium der Eier mit äqualer Furchung wesentlich verschieden.

Der äusserste Fall einer inäqualen Furchung ist die discoidale Furchung der Cephalopoden, bei welchen der animale Pol die scheibenförmige Embryonalanlage trägt und die übrige Masse ganz ungefurcht ist. Wenn bei der inäqualen Furchung im Achtzellenstadium die vier kleineren Furchungskugeln gerade über den vier grösseren stehen, so spricht man von einer radialen

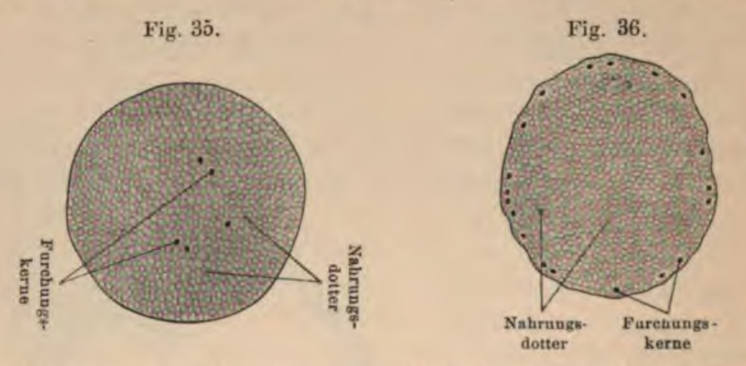


Fig. 35. Auseinanderrücken der Furchungskerne (superficielle Furchung) bei einem Astacuseie (Crustaceen), nach *Morin*.

Fig. 36. Vertheilung der Furchungskerne auf der Oberfläche eines Astacuseies, nach *Morin*.

Furchung; wenn aber, wie bei Planorbis, die kleineren Furchungskugeln zwischen die grösseren eingesenkt sind, so spricht man von einer spiralen Furchung.

Bei den telolecitalen Eiern sind die Furchungselemente gegen die Oberfläche des Protoplasmas hin kleiner als in der Tiefe. Das Deutoplasma ist ganz ungefurcht. In der Nähe des Deutoplasmas ist auch das Protoplasma ungefurcht; man kann an Fischeiern in der ungefurchten, feinkörnigen Protoplasmamasse karyokinetische Kernfiguren zerstreut liegen sehen, welche als Kerne (Dotterkerne) für die später auftretende Furchung dieses Protoplasmatheiles (secundäre Dotterfurchung, Nachfurchung) dienen. Bei den meroblastischen Eiern der Haifische hat *Rückert* neben dem leicht erkennbaren Eikern eine variable Zahl von

kleineren Spermakernen aufgefunden, die er durch die Umwandlung von Spermatozoenköpfen entstanden sein lässt und als Merocytenkerne bezeichnet. Der dem Eikern zunächst liegende Spermakern verschmilzt mit dem Eikern zum Furchungskern; die übrigen umgeben sich mit Protoplasma, wandern in den Dotter, zeigen ein lebhaftes Theilungsbestreben (Dotterkerne), fallen aber später einer Degeneration anheim. Durch die grössere Masse des Deutoplasmas ist die Ausbildung einer Furchungshöhle erschwert; deshalb ist die Furchungshöhle klein, öfter sogar minimal.

Bei den centrolecitalen Eiern geht der Furchungsprocess an der ganzen Oberfläche des Eies vor sich; die central gelegene Dottermasse bleibt ungefurcht. Die Furchen lassen sich daher nicht von der Oberfläche bis an den Mittelpunkt des Eies verfolgen. In der ungetheilten Masse des Protoplasmas, rings um das Deutoplasma, treten mehrere Kerne (Furchungskerne) auf, anfangs zwei, bald darauf vier; die Vermehrung der Elemente geht so vor sich, dass der Zahl dieser Kerne eine gleiche Zahl von Sectoren entspricht, aus denen sich die Furchungskugeln entwickeln; endlich ist die ganze Oberfläche gefurcht, bis eine aus Zellen gebildete membranöse Ausbreitung auf der ganzen Oberfläche des Eies auftritt. Es bleibt somit ein Rest von ungefurchtem Nahrungsdotter im Innern des Eies zurück, wie man es an Arthropodeneiern studieren kann. Man spricht dann von einer superficiellen Furchung (Fig. 35 und 36).

Nach der Ausdehnung, in welcher das Ei dem Furchungsprocesse unterliegt, theilte *Remak* die Eier in holoblastische und in meroblastische Eier ein. Unter holoblastischen Eiern versteht man jene Eier, bei denen mit dem Protoplasma auch das Deutoplasma mitgefurcht wird; als meroblastische Eier bezeichnet man jene, bei denen nur das Protoplasma gefurcht wird.

Das erste Bild, dem man bei der Furchung begegnet, gibt bereits in deutlicher Weise eine Vorstellung von der künftigen Anlage und Vertheilung der Organe. Dort, wo die erste Furche auftritt, also am animalen Pole, befindet sich der Kopftheil, am vegetativen Pole der Schwanztheil des Embryos. Entsprechend der symmetrischen Anordnung der Organe an beiden Seiten treten die beiden ersten Furchungskugeln auf.

Pflüger wollte die Abhängigkeit des Furchungsprocesses von dem Einflusse der Schwerkraft nachweisen; er befestigte Eier in ver-

schiedener, von der Norm abweichender Weise und erzeugte dadurch Anomalien des Furchungsprocesses; *Hertwig* und *Roux* lassen diesen Einfluss der Schwerkraft weniger gelten. Nach *Roux* geht die Entwicklung des Eies durch die in ihm selbst liegenden gestaltenden Kräfte vor sich. Die Furchung scheidet den die directe Entwicklung des Individuums vollziehenden Theil des Zellleib- und des Kernmaterials und bestimmt zugleich die Lage der später anzulegenden Organe des Embryos, indem die erste Furche das Links und Rechts, die zweite Furche das Vorne und Hinten, die dritte äquatoriale Furche die Dorsalhälfte von der Ventralhälfte trennen.

Bei Befruchtung von farbstoffhaltigen Echinodermeneiern mit Sperma, das aus einem pigmentfreien Hoden entnommen wurde, zeigen die beiden ersten Furchungskugeln eine ungleichmässige Vertheilung der Pigmentkörnchen. Wenn das gefurchte Ei maulbeerförmig geworden ist, so sind die pigmentreicheren Furchungskugeln mehr gegen die Oberfläche gerückt; im weiteren Verlaufe wechseln pigmentreichere und pigmentärmere Furchungskugeln ab, und es erscheint dadurch eine Abschwächung der Färbung an der Oberfläche; die verschiedenen, durch Rassenmischung erzeugten Farbenänderungen der Individuen greifen also bis in die früheste Zeit des Furchungsprocesses zurück (*Schenk*).

Der Furchungsprocess zeigt sich sehr häufig auch bei solchen Eiern der Wirbelthiere, welche nicht befruchtet worden sind; es wurde dies an Eiern vom Huhn (*Oellacher*), an Eiern der Turteltaube (*Motta Maia* und *Schenk*), an Eiern von Batrachiern (*Leuckart*) und Kaninchen (*Hensen* und *Bischoff*) wahrgenommen. Diese Art Eier scheint die Fähigkeit zu besitzen, einige Phasen der ersten Entwicklungsvorgänge durchzumachen (parthenogenetische Vorgänge). Jedoch kommen diese nicht so weit, dass die Anlage von Keimblättern erfolgte; der Furchungsprocess beschränkt sich auf eine unregelmässige Zerklüftung des Protoplasmas, auf welche allmälig eine Verflüssigung der ganzen Masse folgt, und man findet neben einzelnen Kugeln grössere und kleinere durch Verflüssigung entstehende Hohlräume, welche bei Bebrütungsversuchen zunehmen.

Aus den am Batrachierei angestellten Versuchen von *Roux*, welche seither von zahlreichen Beobachtern wiederholt und erweitert wurden, geht hervor, dass sich nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln die andere auf dem normalen Wege zu einem

im Wesentlichen normalen halben Embryo zu entwickeln vermag. Es ist damit jede Furchungskugel prädestiniert, bestimmte Theile zu bilden (Mosaiktheorie). An der verletzten Furchungskugel fällt der Dotter einer Vacuolisierung anheim, und aus dem Furchungskern entstehen zahlreiche Kernelemente. Die ihrer Entwicklungsfähigkeit beraubte Furchungskugel kann nachträglich wieder belebt und sogar zur Entwicklung fehlender Körpertheile gebracht werden. Zum Unterschiede von der als Regeneration bezeichneten Ersetzung fehlender Körpertheile nennt *Roux* diesen Vorgang Postgeneration. Diese Wiederbelebung (Reorganisation) erfolgt theilweise durch Vermittlung von Kernelementen, die aus dem Furchungskern hervorgegangen sind, theilweise durch Vermittlung von Kernen, die aus der unverletzten Furchungskugel hinüberwandern (Nucleitransmigration). Nun dringen auch Zellen von der entwickelten Hälfte in die abgetödtete ein, oder die verletzte Hälfte wird von der äusseren Schichte der normalen Hälfte umwachsen, und es bilden sich von den schon differenzierten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte neue Keimblätter aus.

Weitere Versuche haben ergeben, dass nicht nur die beiden ersten, sondern die ersten vier Furchungskugeln im Stande sind, einen ganzen Embryo zu bilden.

Aus Versuchen von *Roux* geht hervor, dass isolierte, aber einander sehr naheliegende Furchungskugeln eine Anziehung aufeinander ausüben und sich einander bis zur Berührung nähern; er bezeichnet dies als Cytotropismus.

Wenn die zwei ersten Furchungskugeln eines Seeigels durch starkes Schütteln von einander getrennt werden, so kann jede derselben, falls sie intact geblieben ist, ihre Entwicklung für sich fortsetzen; sie theilt sich weiter und bildet endlich eine Blastula mit der halben Anzahl der dem betreffenden Stadium normal entsprechenden, aber genau so grossen Zellen; die weitere Entwicklung führt zu einer Pluteuslarve von halber Grösse. Wird der Zusammenhang zwischen den beiden Furchungskugeln unvollständig gelockert, so können Doppelbildungen entstehen, welche entweder vereinigt bleiben oder sich von einander trennen und sich selbständig weiter entwickeln. Man kann sogar durch Entfernung einer Furchungskugel aus dem Vierzellenstadium eine Larve von Dreiviertelgrösse erhalten, und es gelang, aus einer Furchungskugel im Vierzellenstadium eine

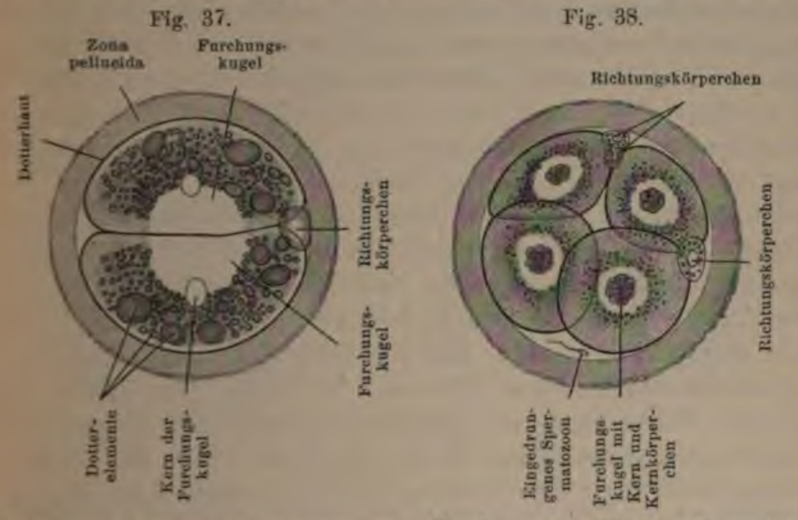
Larve von Einviertelgrösse zur Entwicklung zu bringen. *Metschnikoff* hat umgekehrt bei Medusen mehrere Larven zu einem einzigen entwicklungsfähigen Organismus verschmelzen gesehen. *O. Schultze* gelang es, Doppelmissbildungen zu züchten, wenn er Froscheier längere Zeit mit dem weniger pigmentierten Pol nach unten fixierte.

Nach *Hertwig* folgen die Zelltheilungen und die Furchungen einem bestimmten Gesetze, indem in einem kugeligen Ei, in welchem Protoplasma und Deutoplasma gleichmässig vertheilt sind, die Achse der central gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Ei nur mit dem längsten Durchmesser zusammenfällt; in einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt dementsprechend die Spindelachse parallel zur Scheibenoberfläche in einem beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen nur in dem längsten Durchmesser.

Bergh findet — und darin schliessen wir uns ihm an — dass »das eigentlich Massgebende, das eigentlich Bestimmende für die Richtung der Zelltheilung die Organisation der Zelle selbst und ihre Beziehungen zu den umliegenden Theilen und zu dem Ganzen ist«.

Die gefurchten Eier von Rana, von Triton und von Fischen zeigen nach *Roux* ein interessantes Verhalten gegen den elektrischen Strom. Schon die ungefurchten befruchteten Eier werden durch den Wechselstrom in wenigen Secunden verändert, indem zwei gegen die Elektroden gewendete, in der Farbe veränderte Polfelder entstehen und zwischen ihnen ein unveränderter Aequatorgürtel bleibt; die Grenze der Polfelder ist durch eine tiefe Furche bezeichnet (Niveaufurche); vom Rande des Aequators schwindet das Pigment und sammelt sich in der Mitte an; im Bereiche der Polfelder wird oft eine helle Substanz durch die Eirinde hindurch ausgeschieden (morphologische Polarisation). Bei gefurchten Eiern zeigt jede Furchungszelle, wenn die Eier lebenskräftig sind, die morphologische Polarisation, indem an der Oberfläche des Eies ein oder zwei Polfelder mit einem unveränderten Aequator entstehen (Specialpolarisation der Furchungszellen). Ist aber die Morula oder Blastula durch Erwärmen auf 40° C. oder durch Abkühlung mit Eis geschwächt oder mit schwacher Carbolsäure vergiftet, so bildet sie beim Durchströmen sogleich oder nach momentaner anfänglicher Specialpolarisation sehr rasch im Ganzen zwei

grosse Generalpolfelder, welche einen grossen Generaläquator zwischen sich lassen; im Bereiche der Generalpolfelder sind alle Zellen an ihrer Aussenfläche verändert, aber im Bereiche des Generaläquators unverändert; das geschwächte getheilte Ei verhält sich wie ein ungetheiltes, noch nicht in Zellen zerlegtes Ei (Generalpolarisation), und durch Erwärmen auf 48° C. getödtete oder zu stark mit Carbolsäure vergiftete Eier reagieren nicht mehr. Bei langer fortgesetzter Durchströmung gehen lebensfrische Morulae oder Blastulae



Zweizellenstadium des Furchungsprocesses von Vespertilio dasycnemus (Cheiroptera), nach *van Beneden* und *Julin*.

Furchung eines Eies von Vespertilio murinus (Cheiroptera), nach *van Beneden* und *Julin*.

allmälig aus dem Stadium der Specialpolarisation in das der Generalpolarisation über, indem im Bereiche der Generalpolfelder die Zellpolfelder wachsen, bis sie die ganze Aussenfläche einnehmen, während im Bereiche des Generaläquators die vorher gebildeten veränderten Polfelder der einzelnen Zellen abgestossen werden. — Bei Anwendung des Gleichstromes erhält man Polfelder, welche auf der Anodenseite und auf der Kathodenseite verschieden beschaffen sind.

Die Eier einiger Thiere während des Furchungsprocesses.

A. Die Furchung des Säugethiereies.

Der Furchungsprocess von Säugethiereiern wurde schon von *Bischoff* eingehend beschrieben; weitere Untersuchungen rühren

von *Coste, Hensen, van Beneden, Julin, Kupffer, Selenka, Tafani, Heape, Assheton* u. A. her. Die Furchung spielt sich bereits innerhalb des Eileiters ab; sie beginnt, wenn das Ei die Hälfte oder zwei Drittel des Eileiters durchwandert hat. *Assheton* beobachtete schon im Zweizellenstadium beim Kaninchenei Grössenunterschiede zwischen den beiden ersten Furchungskugeln, und noch im Morulastadium spricht sich die unregelmässige Furchung in den verschiedenen Grössen der Furchungsstücke aus; *Heape* hat auch beim Maulwurfe die Unregelmässigkeit in der Furchung beobachtet, ebenso *van Beneden* und *Julin* bei den Cheiropteren (Fig. 37 und 38). Nach *Selenka* liegen bei Opossum die zwei ersten Furchungsebenen meridional. Beim Kaninchenei hat *van Beneden* eine eigenthümliche Formation beschrieben, die er als Metagastrula bezeichnet; er fand nämlich eine einfache Lage cubischer hyaliner Zellen dicht an der Zona pellucida und nach innen von dieser Lage, durch eine schmale Spalte getrennt, eine Masse von rundlichen oder polygonalen, stark gekörnten Elementen, welche an einer circumscripten Stelle bis an die Zona pellucida reichen, da hier die äussere Zellschichte fehlt. Alle Zellkerne sind etwas unregelmässig geformt, die peripheren Abschnitte der äusseren Zellen sind heller als die centralen. Die äusseren Zellen vermehren sich, werden flacher und schliessen eine Höhlung ein, deren Wand an einer Stelle die innere Zellmasse der Metagastrula trägt; diese Höhlung ist die Furchungshöhle. Die innere Zellmasse bewahrt ihre rundliche Form und wird nach *Heape* beim Maulwurf kugelig; später flacht sie sich ab, wird dünner und breiter, einer Linse ähnlich; inzwischen ist die Zona pellucida sehr dünn geworden. *van Beneden* meinte, dass diese drei Schichten, Zona pellucida, äussere Zellenschichte und innere Zellenschichte, den späteren drei Keimblättern entsprechen, während *Rauber* die von der Zona pellucida gebildete Schichte zugrunde gehen lässt (*Rauber*'sche Deckschichte), aus der äusseren Zellenschichte das Ektoderm und aus der inneren Schichte das Entoderm ableitet. *Minot* glaubt aber, dass das der Zona anliegende Epithel dem Entoderm und die innere Zellmasse dem Ektoderm (primitiven Blastoderm) entspreche.

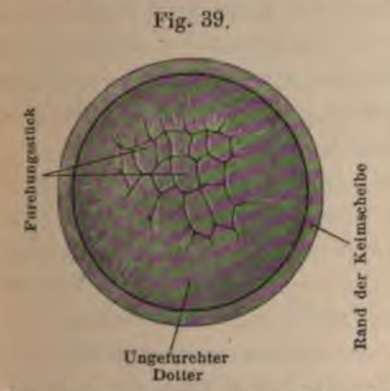
Während des Furchungsvorganges innerhalb des Eileiters wird die Zona pellucida aussen von einer breiten, hellen und durchsichtigen, membranartigen Schichte umgeben, welche von den älteren

Forschern als eine, vom Eileiter abgegebene Eiweissmasse aufgefasst wurde. Die Reactionen, welche für den Nachweis von Eiweisskörpern angewendet werden, wie die Xanthoproteinreaction oder die *Millon*'sche Reaction, zeigen (*Schenk, v. Berg*) aber nicht die charakteristischen Färbungen der Albuminate. Diese Schichte scheint mehr mucinartig zu sein.

B. Die Furchung des Vogeleies.

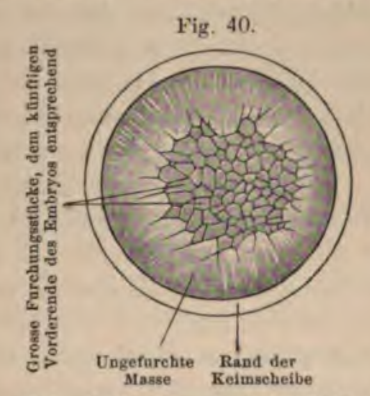
Unter den Vogeleiern ist das Hühnerei am genauesten untersucht worden. Das Ei tritt aus dem *Graaf*'schen Follikel durch einen Spalt aus und gelangt in den Eileiter; zu dieser Zeit ist die

Fig. 39.



Keimscheibe eines noch im Eileiter befindlichen Hühnereies, das sich eben mit einer Kalkschale umhüllt, bei achtfacher Vergrösserung, nach *M. Duval.*

Fig. 40.



Keimscheibe eines noch im Oviduct befindlichen Hühnereies, bei zehnfacher Vergrösserung, nach *M. Duval.*

Keimscheibe bereits sichtbar; im Eileiter wird das Ei mit der Eiweissschichte, der Schalenhaut und der Kalkschale umgeben. Der im Eileiter befruchtete Keim (Protoplasma) zeigt anfangs einen dunklen, diametral ziehenden Streifen, der sich tiefer einfurcht und von einem zweiten gekreuzt wird. Dadurch zerfällt der Keim in zwei, dann in vier Stücke. Durch die weitere Theilung zerklüftet sich die Masse derart, dass man Furchungsstücke von verschiedener Grösse bei 8—10facher Vergrösserung sieht; am Rande des Keimes sind die Zellen grösser als gegen die Mitte zu (Fig. 39). Jene Seite, welche dem künftigen Vorderende entspricht, zeigt viel grössere Zellen als die andere Seite (Fig. 40). Der Keim erscheint durchsichtig, von einem das Licht mehr reflectierenden Rande umgeben.

Der Furchungsprocess macht weitere Fortschritte, so dass man am frisch gelegten und befruchteten Ei den Furchungsprocess bis zur Blastulabildung gediehen findet.

Bei manchen Vogeleiern, wie bei den Tauben, scheint der Entwicklungsgang im Eileiter weiter vorzuschreiten als bei den Hühnern; das frisch gelegte Ei zeigt demgemäss eine vorgerücktere Entwicklung des Keimes.

Wenn man ein Vogelei derart vor sich hinlegt, dass der spitzere Pol nach rechts schaut, so befindet sich der künftige Kopf des Embryos an der dem Beschauer abgekehrten Seite der Keimscheibe, und der Schwanztheil ist dem Beschauer zugewendet (*Balfour, Kölliker, Duval*). Aus den Versuchen von *Blanc* geht aber hervor, dass das Licht (ohne Wärme) auf die Richtung der embryonalen Achse einwirkt, so dass sich das Schwanzende von der beleuchteten Stelle entfernt; eine Stunde Beleuchtung genügt, um eine Ablenkung von durchschnittlich 95° zu veranlassen.

Duval hat diese Orientierung der Keimscheibe im Vogelei dazu benützt, um an der aus dem Ei herausgenommenen Keimscheibe den vorderen und hinteren Pol erkennen zu können. Er bringt nach Eröffnung des Eies ein kleines, aus Papier gefaltetes, gleichschenkeliges Dreieck oben auf dem Dotter an, so dass es gleichsam eine Schale bildet, an deren Boden sich die Keimscheibe befindet; nach Absaugung der den Dotter im Bereiche des Papierdreiecks bedeckenden Eiweissschichte wird in diesen Raum etwas einprocentige Osmiumsäure gebracht; nach einigen Minuten, wenn sich der Dotter bräunt, wird das Ganze mit der Eischale in ein Glas mit dünner Chromsäure gelegt, der Dotter wird rasch von der Schale und dem Eiweiss befreit und mittelst eines stark ausgehöhlten Uhrschälchens in eine andere Schale mit dünner Chromsäure übertragen; das Papierdreieck fällt in der Chromsäure ab, und nach einigen Tagen ist der Dotter genügend hart geworden, um das durch die Schwärzung gekennzeichnete Dreieck aus dem übrigen Dotter herauszuschneiden und in Celloidin einzubetten. Durch eine entsprechende Orientierung des Papierdreiecks lässt sich der Kopftheil vom Schwanztheil unterscheiden.

C. Die Furchung des Reptilieneies.

Der Furchungsprocess bei den Reptilien ist noch wenig bekannt. Ueber die ersten Vorgänge in den Eiern von Schlangen und

Krokodilen wissen wir wenig; unsere Kenntnisse über den Furchungsprocess der Reptilieneier beziehen sich zumeist auf die Furchung der Eier von Lacerta und Emys.

Balfour, Benecke, Hoffmann, Kupffer, Sarasin haben in ihren Arbeiten über die Eidechsen einiges Licht in diese Vorgänge gebracht. Der Furchungsprocess des Eidechseneies verläuft ähnlich der Furchung im Vogelei; der Keim erscheint an dem etwas ellipsoidischen Ei innerhalb des Eileiters als gelblichweisse Scheibe auf dunkelgelbem Boden. Die ersten Kreuzfurchen schneiden sich im Centrum des Keimes, erreichen aber den Rand der Keimscheibe nicht. Die Regelmässigkeit im Auftreten der Furchen hört auf; durch den Process der Zerklüftung bekommt der Keim eine ähnliche Form wie der Keim des Vogeleies; in der Mitte stehen kleinere, an der Peripherie grössere Zellen. Ist der Furchungsprocess seinem Ende nahe, dann erscheinen die Zellen an der Oberfläche des Keimes ziemlich gleich gross. In dem tieferen, nicht gefurchten Theile treten deutliche Kernbilder auf; ihnen entsprechend erfolgt später eine Nachfurchung. *Kollmann* und *Beldon* beschreiben die Bildung der Keimhöhle.

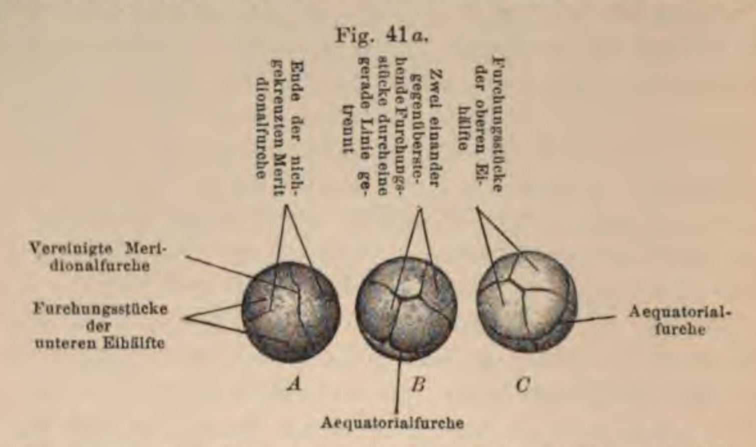
D. Die Furchung des Amphibieneies.

Bei den frischen Eiern der Amphibien bietet die Pigmentierung manche Schwierigkeiten der Untersuchung; dagegen ermöglicht die Grösse des Eies, die äusseren Vorgänge des Furchungsprocesses genauer zu studieren.

Die gelaichten Eier von Bufo, Rana, Triton, Siredon etc. besitzen einen gallertigen Ueberzug, der bei manchen Thieren, wie beim Frosch, für jedes Ei gesondert ist, so dass jedes Ei ein rundliches, gallertiges Klümpchen darstellt; bei anderen Thieren, wie bei den Kröten, sind die Eier durch die Gallertmasse zu langen Schnüren vereinigt. Bei den dunkler pigmentierten Eiern ist der grössere Theil der Oberfläche des Eies vom animalen Pol aus dunkler gefärbt; dieser Theil ist der Sonne zugewendet, wenn das Ei im Wasser liegt. Der untere Theil ist viel reicher an Deutoplasma als der obere Theil.

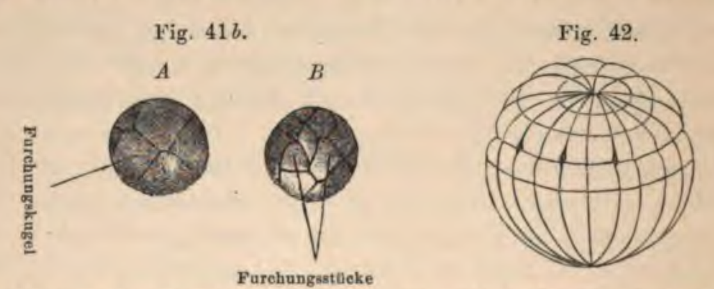
Kurze Zeit nach der Befruchtung ist am animalen Pol eine kleine Furche zu sehen, die sich nach der einen und der anderen Seite hin gleichmässig fortsetzt (Meridionalfurche), bis sie die

untere Hälfte des Eichens erreicht hat. Bevor sich die Enden dieser Furche am vegetativen Pol vereinigen, tritt in derselben Weise eine zweite Furche auf, welche die erste Furche am animalen Pole



Furchungsprocess von Bufo cinereus in den Anfangsstadien. Zehnfache Vergrösserung. *A* untere Eihälfte; *B* und *C* obere Eihälfte.

kreuzt. Die Aequatorialfurche tritt früher auf als die Kreuzung der Meridionalfurchen am unteren Pol. Nach der Kreuzung der



Ansicht eines gefurchten Eies von Bufo cinereus im Morulastadium. Zehnfache Vergrösserung. *A* untere Fläche; *B* obere Fläche.

Schematische Darstellung der Furchung eines Eies von Rana temporaria, nach *Remak*.

beiden ersten Meridionalfurchen enden die dadurch entstandenen vier Furchungsstücke am aboralen Pol an ihren Berührungsstellen nicht in gleicher Weise; das spitze Ende ist mehr verzogen, da die Berührung nicht in einem Punkte, sondern in einer Linie erfolgt (Fig. 41).

Nach *Roux* fällt die erste Furche mit der Medianebene des Embryos zusammen. Die Bildung von äquatorialen Furchen erfolgt erst an der oberen (Fig. 42) und dann an der unteren Eihälfte, und der ganze Process schreitet so weit vorwärts, bis der Beobachter die Regelmässigkeit in der Ausbildung der Einzelfurchen nicht mehr verfolgen kann. Die erste Anlage der Furchung spricht sich nach *F. Winkler* in der Ablagerung des Farbstoffes aus; in der Nähe der Furchen sind die Dotterkörnchen viel kleiner und pigmentierter als an den übrigen Theilen des Eies.

Die pigmentierte Oberfläche des Körpers wird immer grösser, und es hebt sich am vegetativen (oralen) Pol ein scharf begrenztes, rundliches weisses Feld ab, welches schon *Rusconi* bekannt war, und das als *Ecker*'scher Pfropf oder als *Rusconi*'sche Oeffnung bezeichnet wird; dieses Feld enthält pigmentarme Zellen, welche auffallend grösser sind als die Zellen am animalen Pol, und wird immer mehr eingeengt; die Verkleinerung des Pfropfes erfolgt gleichzeitig mit der Ausbildung der Keimblätter.

Bei den Froscheiern findet man frühzeitig Bewegungserscheinungen, welche selbst noch dann zu beobachten sind, wenn sich die rundliche Form, welche die Eier im Allgemeinen haben, in eine längliche verwandelt hat. Die Bewegungen dieser Embryonen erfolgen in kleineren Zeitabschnitten, die Bewegung selbst geht in einer dem Uhrzeiger entgegengesetzten Richtung vor sich. Durch Erwärmen der Flüssigkeit bis zu einem Grade, dass der Embryo nicht Schaden leidet, wird die Bewegung beschleunigt (*Schenk*). Die Cilien liegen an den oberflächlichen Zellen und sind ziemlich lang, dünn.

E. Die Furchung des Fischeies.

Ueber das Fischei im Stadium des Furchungsprocesses haben *Rusconi, Vogt, Lereboullet, Reichert, Stricker, Kupffer, Oellacher* und *Rückert* an verschiedenen Gattungen Untersuchungen angestellt. Am Keime sieht man Contractionserscheinungen, welche sich in äusseren Veränderungen manifestieren; ihnen entsprechend findet man an Durchschnitten durch den nicht gefurchten Keim äusserliche Erhabenheiten, die constant mit dem übrigen Keim in inniger Verbindung stehen; Abschnürungen dieser Erhabenheiten sind nicht zu beobachten.

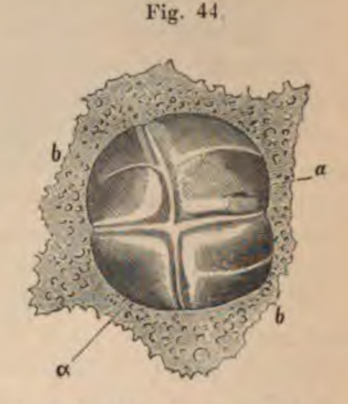
Bei dem Ei der Knochenfische zeigt sich die erste Furche an der Oberfläche quer und zu beiden Seiten bis an den Rand laufend und wird bald von einer zweiten Furche gekreuzt; die eine von beiden Furchen verlängert sich und wird derart verzerrt, dass sie bald nach der einen, bald nach der anderen Richtung schwache Einbiegungen zeigt (Fig. 43); weiterhin treten Parallelfurchen zu der anderen Furche auf (Fig. 44) und das Ei zerklüftet, bis auch der Keim ähnlich dem Keim des Vogeleies in grössere und kleinere Stücke zerfallen

Fig. 43.



Oberflächenbild eines befruchteten Forellenkeimes vom zweiten Tage nach der Entwicklung, nach *Oellacher*. *a* Keimscheibe mit zwei Furchen; *b* Dotterhaut.

Fig. 44



Oberflächenbild eines in Furchung begriffenen Forelleneies am zweiten Entwicklungstage, nach *Oellacher*. *a* Keimscheibe mit sieben Segmenten; *b* Dotterhaut.

ist (Fig. 45 und 46). — Bei den Knorpelfischen wurde der Furchungsprocess von *Rückert* näher studiert; auch hier zeigen sich ähnliche Erscheinungen wie beim Vogelei. Bei den Elasmobranchiern und den Teleostiern ist die Furchung meroblastisch, bei den Ganoideen beginnt sie meroblastisch und wird allmälig zu einer holoblastischen, bei den Cyclostomen (Petromyzon) ist sie holoblastisch.

F. Die Furchung des Amphioxuseies.

Bei dem Ei des Amphioxus ist die Furchung total; die erste Furche zieht meridional und theilt das Ei in zwei vollkommen gleiche Hälften; die zweite Furche ist ebenfalls eine Meridionalfurche, so dass vier Kugeln entstehen, welche neben einander liegen und in der Mitte zwischen sich einen kleinen Raum, die Furchungshöhle

(*Baer*'sche Höhle), frei lassen. Die vier Furchungskugeln theilen sich dann durch eine Aequatorialfurche in acht Kugeln, von denen vier oben und vier unten liegen; diese Aequatorialfurche liegt dem ani-

Fig. 45.



Furchungskugeln aus der Keimscheibe der Forelle am sechsten Tage der Befruchtung, *Reichert*, Ocular III, Objectiv 5.

malen Pol näher als dem vegetativen, so dass die dem animalen Pol zugekehrten Furchungsstücke kleiner sind als die dem vegetativen Pol anliegenden Kugeln (Fig. 47 und 48). Dieser Typus der Furchung wird nach *Hatschek* als adäqual bezeichnet.

Fig. 46.

Furchungskugeln

Kern einer Furchungskugel

Nahrungsdotter

Durchschnitt durch den Forellenkeim vom vierten Tage nach der Besamung. *Reichert*, Ocular III, Objectiv 3.

G. Die Furchung des Tunicateneies.

Zum Studium des Furchungsprocesses bei den Tunicaten eignen sich am besten die Ascidien; man entnimmt dem Zwitterthiere die Eier, welche nach künstlicher Befruchtung unter dem Mikroskope die totale Furchung in den einzelnen Stadien bis zur Bildung der Blastula mit einem dem adäqualen, beim Amphioxus beschriebenen, ähnlichen Typus erkennen lassen. Die auf der Oberfläche befindlichen Zellen (Testazellen) schwinden während des Furchungsprocesses. Bei den Salpen

scheint in einzelnen Fällen die Furchung äqual *(Salensky)*, in anderen Fällen adäqual zu sein.

H. Die Furchung des Molluskeneies.

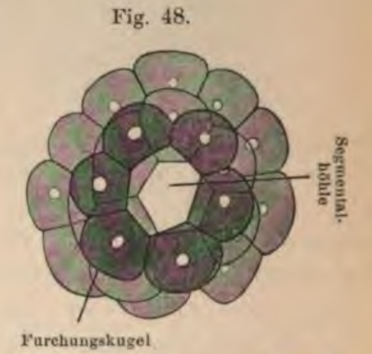
Bei den Gastropoden und Pteropoden zeigt sich ein Unterschied in Bezug auf die Menge des Nahrungsdotters, der auch für die späteren Bildungen von Einfluss ist. Die Furchungskugeln sammeln sich mehr am animalen Pol des Eies an, während am vegetativen Pol sich noch grössere ungefurchte Massen finden. Schon in sehr frühen Furchungsstadien scheiden sich die einzelnen Elemente in

Fig. 47.



Achtzellenstadium des Furchungsprocesses von Amphioxus lanceolatus, nach *Kowalewsky*.

Fig. 48.

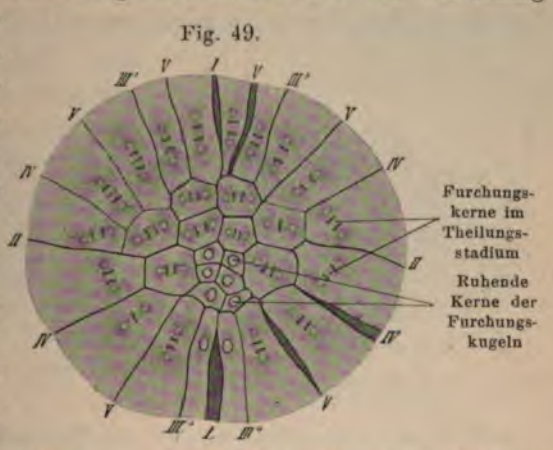


Ei von Amphioxus lanceolatus aus ungefähr 64 Furchungszellen bestehend, nach *Kowalewsky*.

Keimblätter. *Lankester, Selenka, Rabl, Bütschli* und *Bobretzky* haben an verschiedenen Thieren dieser Classe den Furchungsprocess studiert. — Bei Aplysia, welche von *Lankester* untersucht wurde, zerfällt das Ei zunächst in zwei Segmente; aus jedem dieser Abschnitte gehen neue zellige Gebilde hervor, welche die ursprünglichen grösseren Segmente umgeben; die beiden grossen Dotterkugeln bleiben längere Zeit erhalten. — Aehnlich verhalten sich auch die Pulmonaten; die Heteropoden nähern sich im Entwicklungsgang den Gastropoden. — Bei den Cephalopoden beginnt der Furchungsprocess an der Keimscheibe und geht bei Sepia und Loligo symmetrisch vor sich (*Bobretzky*). Wenn sich die Segmente bis auf acht vermehrt haben, so sind zwei derselben kleiner als die übrigen; auch im weiteren Verlaufe der Furchung werden die abgeschiedenen

neueren Segmente kleiner als die grossen, aus denen sie gebildet werden. Es entstehen dadurch eigenthümliche Bilder von vollständig regelmässigem Bau; entsprechend der verschiedenen Zeit, in welcher die Theilung der einzelnen Zellen erfolgt, weisen auch die Zellkerne verschiedene Formen auf (Fig. 49). — Bei den meisten anderen Mollusken, bei den Lamellibranchiaten, Cyclas, Anodonta, Unio ist die Furchung inäqual (Fig. 50) und führt zur Entstehung einer Blastula mit einer grösseren Furchungshöhle; die inäquale Furchung der Najaden wurde bereits oben (S. 48) genauer beschrieben.

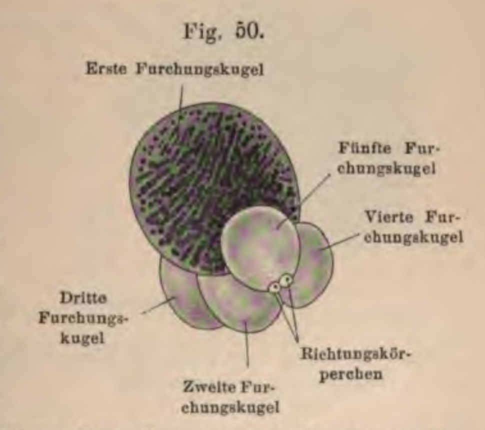
Fig. 49.



Keimscheibe von Loligo pealii (Cephalopoden) mit bilateraler Symmetrie, nach *Watase*. (Die römischen Ziffern bedeuten die Entstehungsfolge der Furchen.)

I. Die Furchung des Arthropodeneies.

Fig. 50.

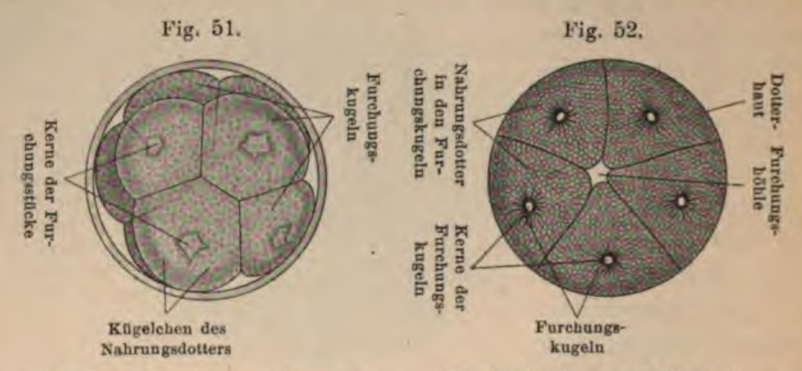


Fünfzellenstadium des Furchungsprocesses von Anodonta piscinalis (Najaden), nach *Flemming*.

Bei den höheren Abtheilungen der Arthropoden, bei den Crustaceen, Arachnoideen, den Myriopoden und Insecten, besitzen die Eier zumeist grössere Mengen von Nahrungsdotter, und das rings um den Nahrungsdotter gelagerte Protoplasma zeigt eine superficielle Furchung. In anderen Fällen, besonders bei den auf einer niedrigeren Organisationsstufe stehenden Arthropoden, wie bei den Tardigraden (*Siebold* und *Kaufmann*), bei den Linguatulinen (*Leuckart*), den

Copepoden (*Claus*), bei Artemisia salina (*Leydig*) und bei den Sommereiern der Daphnien (*Weismann*) findet eine totale Furchung statt. Bei der totalen Furchung wird zuerst die Dottermasse in der Mitte

Fig. 51. Fig. 52.

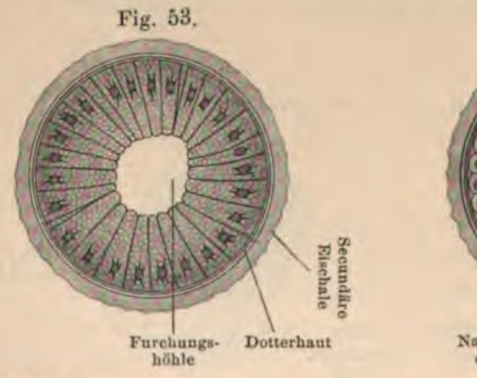


Achtzelliges Furchungsstadium von Lucifer (Crustaceen), nach *Brooks*.

Totale Furchung von Branchipus (Crustaceen), nach *A. Brauer*.

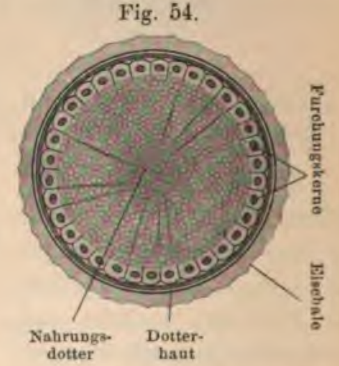
bisquitförmig eingeschnürt, und jede der beiden Dotterhälften wird neuerdings weiter getheilt, bis sich an der Oberfläche eine Zone heller,

Fig. 53.



Totale Furchung eines jüngeren Eies von Branchipus (Crustaceen), nach *Brauer*.

Fig. 54.



Superficielle Furchung eines älteren Branchipuseies (Crustaceen), nach *Brauer*.

gekörnter Zellen deutlich absetzt. Auch bei höheren Crustaceen hat *Metschnikoff* die totale Furchung nachgewiesen (Fig. 51).

Die superficielle oder partielle Furchung, die bei den Eiern der höheren Arthropoden auftritt, zeigt sich nach *Weismann* schon kurze Zeit nach der Befruchtung. Der Keim zerfällt, so dass seine

Oberfläche maulbeerähnlich wird. Bei den Crustaceen beginnt häufig die Furchung zuerst total und äqual, das Ei zerfällt in gleichgrosse Blastomeren (Fig. 52), deren Kerne von einem strahligen Protoplasmamantel umgeben sind (Fig. 53). Beim Fortschreiten des Furchungsprocesses nähern sich die Furchungskerne der Oberfläche des Eies, und es treten an der Oberfläche durch Furchen getrennte Abschnitte auf, während im Inneren des Eies die Zellmasse keine Abgliederung zeigt; die Furchung ist somit superficiell geworden (Fig. 54).

Fig. 55.



Blastulastadium eines Eies von Lucifer (Crustacee), nach *Brooks*.

Brooks hat an dem dotterarmen Ei von Lucifer eine regelmässig ablaufende Furchung beschrieben, welche zur Bildung einer geräumigen centralen Furchungs-

Fig. 56. Fig. 57.

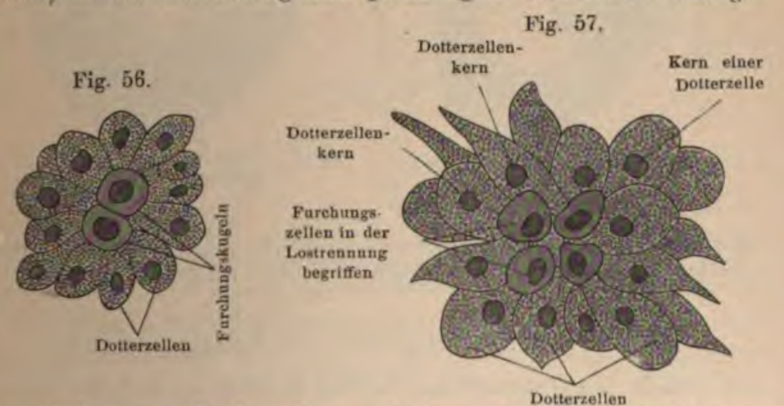


Fig. 56. Furchungsstadium von Dendrocoelum lacteum (Plathelminthen), mit zwei Blastomeren und den umgebenden Dotterzellen, nach *Jijima*.

Fig. 57. Furchungsstadium von Dendrocoelum lacteum (Plathelminthen), mit vier Blastomeren und den umgebenden Dotterzellen, nach *Hallez*.

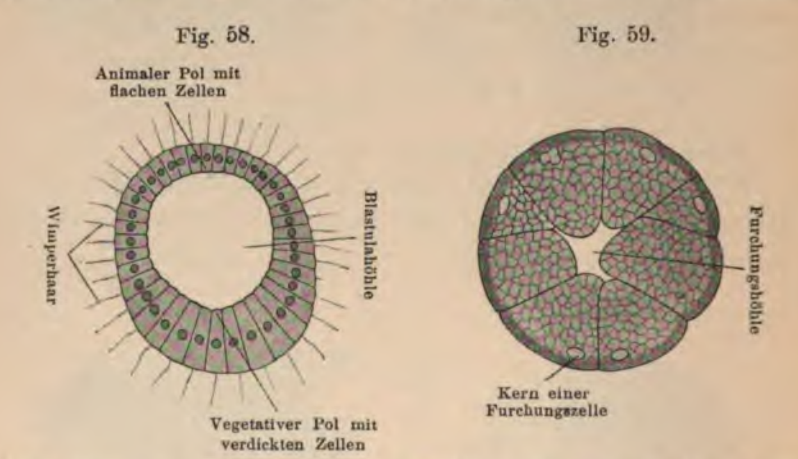
höhle führt, in der sich bald eine am vegetativen Pol gelegene Zelle durch ihren grossen Dotterreichthum von den übrigen auszeichnet (Fig. 55).

K. Die Furchung des Wurmeies.

Die Furchung bei den Würmern, sowohl bei den gegliederten als den ungegliederten, ist meist total und inäqual. Diese Vorgänge

sind bei den verschiedenen Gattungen von *Hatschek, Salensky, van Beneden, Julin, Drasche, Whitman, Selenka, Hertwig* studiert worden. *Hatschek* hat an mehreren Formen, wie Eupomatus uncinatus und Polygordius nachgewiesen, dass schon während des Furchungsprocesses eine oder zwei grössere Zellen vorhanden sind, welche später der Mesodermbildung dienen.

Bei einigen Plattwürmern, wie bei Dendrocoelum (Fig. 56 und 57), bleiben die Furchungszellen nicht im Verbande, sondern wandern in den Dotterzellen herum und resorbieren allmälig die Dotterzellen; erst später treten die Furchungszellen wieder zusammen.



Blastulastadium von Strongylocentrotus lividus (Echinodermen), nach *Selenka*.

Sechzehnzelliges Stadium eines Cnidariers (Liriope mucronata), nach *Metschnikoff*.

L. Die Furchung des Echinodermeneies.

Nach den Untersuchungen von *Selenka* verläuft die Furchung bei den Echinodermen regulär; erst gegen Ende der Furchung wird ein Unterschied in der Grösse der Zellen am animalen und vegetativen Pol bemerkbar. Je nachdem die Echinodermen freischwimmende oder festsitzende Formen darstellen, machen sich erst in den weiteren Stadien Unterschiede in der Entwicklung geltend. Die Furchung ist immer total und äqual. Schon im Blastulastadium, wo die Zellen sich regelmässig um eine grosse Höhle lagern, sind an der nach aussen gerichteten Fläche der Zellen innerhalb der Eihülle Cilien bemerkbar. Bei den Echiniden ist die Vertheilung der

Zellen nach ihrer Grösse schon in der Blastula verschieden, indem am animalen Pol die kleineren, am vegetativen Pol die grösseren Zellen liegen (Fig. 58).

M. Die Furchung des Coelenterateneies.

Der Furchungsprocess verläuft regulär und endet mit der Ausbildung einer soliden, kugeligen Masse. Nur einige Campalunariden, wie Eucope polystyla, weichen vom gewöhnlichen Typus ab. Bei den Trachymedusen (Geryonia hastata) haben *Fol* und *Metschnikoff* beobachtet, dass das Ei, welches ausser von der zarten Dotterhaut noch

Fig. 60. Fig. 61*a*.



Delamination eines Cnidariers (Geryonia fungiformis), nach *Fol*.

Beginn der Furchung bei Idyia roseola (Ctenophoren), nach *Agassiz*.

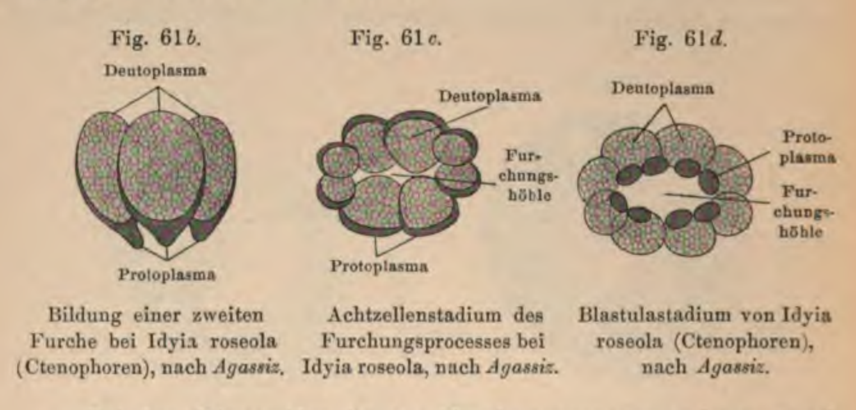
von einer Schleimmasse umhüllt ist, eine vollständige und reguläre Furchung durchmacht; bei 16 Segmenten tritt schon eine Furchungshöhle auf (Fig. 59); ist die Anzahl der Theilstücke auf 32 gestiegen, dann kommt es zur Delamination; diese besteht darin, dass sich nach der Oberfläche hin von jeder Zelle ein Theil des Protoplasmas loslöst und dadurch die ganze Oberfläche von einer feinkörnigen Masse bedeckt ist; aus ihr bilden sich dann die oberflächlichen Zellenlagen des Thieres (Fig. 60).

Die Siphonophoren wurden von *Metschnikoff* studiert; ihre Furchung ist regulär und führt zur Entstehung eines bewimperten Embryos, der anfangs rund ist und sich bald verlängert.

Kowalewsky und *Claus* untersuchten die Furchung der zu den Discophoren gehörenden Acraspeda und fanden eine auffallende Kleinheit der Furchungshöhle. Bei Alcyonium palmatum und anderen

Alcyonarien zeigen sich bei der Furchung Hervorragungen auf der Oberfläche, durch welche sich eine Schichte von Zellen nach aussen abgliedert. Bei Zoantharia ist der Furchungsprocess oft inäqual, und häufig ist die Furchungshöhle nicht deutlich ausgebildet.

Bei dem Furchungsprocess der Ctenophoren wird die äussere Schichte des Eies zuerst gefurcht; jedes Segment enthält einen Kern als eine feinkörnige, oberflächliche Masse, an der noch ein Stück Protoplasma haftet. Bald kommen Theilungsproducte, die einander nicht an Grösse gleichkommen; die Zellen ordnen sich um eine Höhle an (Fig. 61*a*, 61*b*, 61*c* und 61*d*).



Bildung einer zweiten Furche bei Idyia roseola (Ctenophoren), nach *Agassiz*.

Achtzellenstadium des Furchungsprocesses bei Idyia roseola, nach *Agassiz*.

Blastulastadium von Idyia roseola (Ctenophoren), nach *Agassiz*.

Bei den Dicyemiden ist der Furchungsprocess anfangs regelmässig. Wenn 4 Segmente entstanden sind, so theilen sich nur drei derselben und umgeben, wenn das Thier in die Länge gezogen ist, ringförmig die ungetheilte Zelle. Es lagert sich also eine Reihe peripherer Zellen um eine Centralzelle; bei diesen Thieren bleibt dieser primitive Entwicklungszustand erhalten, und einige Autoren haben die peripheren Zellen mit dem Ektoderm, die Centralzelle mit dem Entoderm in Vergleich gebracht (Fig. 98).

Bei den Poriferen geht der Furchungsprocess innerhalb des Mutterthieres vor sich; das Ei theilt sich anfangs in zwei, dann in vier gleiche Segmente. Die Furchungszellen gestalten sich derart, dass sie an dem einen Ende breiter als an dem anderen sind; aus dem spitzen Ende entwickeln sich die bewimperten Zellenlagen.

Bei den Myxospongien ist die Furchung regulär; die Furchungshöhle ist im Gegensatze zu den Calcispongien an den Polen nicht offen.

X. Die Furchung der Protozoen.

Die Theilung der Protozoen wurde von *Stein, Cienkowski* und *Stricker* studiert. Nach *Stricker* hängen die Individuen nach vollzogener Theilung an einem Stiele zusammen. Die Furchung lässt sich unter dem Mikroskope verfolgen; man sieht eine Furche auftreten, dann wieder verschwinden, dann wieder auftreten, bis sie bleibend wird und immer tiefer greift.

Uebersicht über die Furchungsformen.

Totale Furchung (holoblastische Eier):

a) Aequale Furchung: Spongien, Cnidarier, einige Würmer (Tricladen, Dendrocoelum, Lineus), einige Crustaceen (Branchipus) und Tunicaten;

b) adäquale Furchung: Echinodermen, Amphioxus, Säugethiere;

c) inäquale Furchung: Ctenophoren, Anneliden, Mollusken, Petromyzonten, Ganoiden, Amphibien.

Partielle Furchung (meroblastische Eier):

a) Discoidale Furchung: Cephalopoden, Scorpione, einige Krebse (Oniscus, Mysis, Cuma), Pyrosomiden, Selachier, Teleostier, Reptilien, Vögel, Monotremen;

b) superficielle Furchung: Arthropoden, einige Echinodermen (Cucumaria).

Bergh gibt folgendes übersichtliches Schema über die Beziehungen zwischen den Eitypen und den verschiedenen Furchungsarten:

Alecitale Eier	Telolecitale Eier		Centrolecitale Eier
äquale Furchung	adäquale und inäquale Furchung	discoidale Furchung	superficielle Furchung
totale Furchung		partielle Furchung.	

Die Keimblätterlehre.

Das Wesen der embryonalen Gewebsbildung beruht auf einem steten Theilungsprocesse, welcher mit der Theilung des ersten Furchungskerns beginnt, durch das ganze Embryonalleben hindurchzieht und sich auch über die Entwicklungperiode hinaus fortsetzt. Nach der raschen Theilung, wie sie im Furchungsprocesse vor sich geht, kommt es zur Umwandlung der Furchungselemente in Zellen, deren Aufgabe es ist, sich zu bestimmten Zellgruppen zu ordnen und die Differenzierung der Gewebe und der Organe vorzubereiten.

Bei der steten Theilung des ursprünglichen Eiplasmas wird die Oberfläche des Eies grösser; es bilden sich im Ei Hohlräume aus, deren Rauminhalt sich allmälig vermehrt. Dabei zeigen sich in der ganzen Reihe der Metazoen die Producte der Furchung in Form von Schichten angeordnet, welche man als Keimblätter bezeichnet; nach dem Vorgange von *Hertwig* sind sie als Lagen von epithelartig angeordneten Zellen, welche zur Oberflächenbegrenzung des Körpers verwendet werden, zu definieren.

Es war bereits den älteren Embryologen durch die epochemachenden Arbeiten *C. Fr. Wolff's* (1759) bekannt, dass bestimmte Organe in einem Blastem des Embryonalleibes ihre früheste Anlage finden, was *Wolff* besonders für das Darmsystem annahm, welches sich aus einer einfachen, blattartig ausgebreiteten Anlage entwickeln sollte. Dies war der Ausgangspunkt für *Pander* (1817), der *Wolff's* Lehren auch auf die anderen Organe anzuwenden versuchte. Er kannte schon zwei blattartige Zellenlagen, deren obere er als seröses Blatt, deren untere er als Schleimblatt bezeichnete, und er liess auf Anregung von *Döllinger* alle animalen Organe und Gebilde, Nervensystem, Sinnesorgane, Muskeln und Knochen aus dem serösen Blatte hervorgehen; aus dem Schleimblatte stammen nach ihm das Darmsystem und die sogenannten Darmdrüsen. Seine Untersuchungen veranlassten ihn, zwischen diese zwei Blätter ein drittes Blatt einzuschieben, das er

aber nicht als Keimblatt, sondern als Gefässblatt bezeichnete. Die Lehre in dieser Form stellte die sogenannte Zweiblättertheorie dar, da man das Gefässblatt nicht zur Keimanlage zählte. Die Zweiblättertheorie ward von *Baer* (1828—1837) beibehalten, nur musste *Baer* dem Gefässblatte noch eine grössere Aufgabe vindicieren, indem er es sich an der Bildung der Faserschicht des Darmes betheiligen liess. *Baer* belegte die beiden primären Keimblätter mit den Namen animales und vegetatives Keimblatt und nahm an, dass sich das animale Keimblatt in die Hautschichte und die Fleischschichte, das vegetative Keimblatt in die Schleimschichte und die Gefässschichte spalte; der Keim sollte sich also aus vier Lagen aufbauen.

Reichert fasste die Keimblätterlehre in einer anderen Weise auf. Er kannte kein Gefässblatt, sondern liess die Gefässe, ähnlich den anderen Gebilden, in einer Keimschicht entstehen. Seine Lehre stellt den Keim als dreiblätterig dar. Auf der Oberfläche des Eies befinde sich eine Zellenreihe, die bei sämmtlichen Thieren auf dem ganzen Keime zu sehen ist. Dieser Zellenlage komme keine weitere Bedeutung zu, da sie sich an dem Aufbaue des Wirbelthieres in keiner Weise betheilige. Sie wurde von *Reichert* Umhüllungshaut genannt. Auf die Umhüllungshaut nach innen komme eine Zellenlage, die zur Anlage des Nervensystems und der Sinnesorgane diene. Zuinnerst am Keime befinde sich eine Zellenlage, die nur zum Epithel des Darmcanals werde. Zwischen beiden letzteren Schichten liege eine dritte, welche die Verbindung zwischen der animalen und vegetativen Sphäre des Embryos vermitteln und die Anlagen für alle übrigen Organe und Gebilde des Embryos besitzen sollte. In ihr kommen nach *Reichert* auch die Gefässe zur Entwicklung. Diese Schichte wurde von *Reichert* Membrana intermedia oder Stratum intermedium genannt.

Der Lehre von *Reichert* folgte die von *Remak* aufgestellte Keimblättertheorie, welche von drei Keimblättern spricht. Dieser Lehre wollen wir hier bei der Erklärung der einzelnen Veränderungen im Thierleibe folgen. Jedoch sehen wir uns genöthigt, gestützt auf eine Reihe von Untersuchungen und Erfahrungen, einige Aenderungen an der ursprünglichen Lehre von *Remak* vorzunehmen.

Remak nimmt, wie erwähnt, drei Schichten an, ein äusseres, ein mittleres und ein inneres Keimblatt. *Allman* führte

für die beiden primären Keimblätter die Bezeichnungen Ektoderm und Entoderm und für das mittlere Keimblatt die Bezeichnung Mesoderm ein.

Huxley, *Kowalewsky* und *Haeckel* wiesen nach, dass bei den Wirbellosen ähnliche Entwicklungsvorgänge bestehen wie bei den Wirbelthieren, und *Haeckel* stellte eine Reihe von Thieren aus den verschiedensten Thierclassen zusammen, um zu zeigen, dass die Entwicklung der Keimblätter im ganzen Thierreiche ziemlich gleichmässig verlaufe. Das äussere Blatt bezeichnete *Remak* als Nervenhornblatt (sensorielles Blatt), das mittlere als motorisch-germinatives Blatt und das innere als Darmdrüsenblatt (trophisches Blatt). Diese Blätter fasste er als selbständige Schichten auf, die auch in ihrer Entwicklung von einander unabhängig sind. Eine Umhüllungshaut in dem Sinne, wie sie *Reichert* beschrieben hat, besteht nach *Remak* nicht. Nach ihm ist die äusserste oberflächlichste Schichte nicht eine nur während der embryonalen Periode bestehende Lage, sondern sie bildet die Grundlage für das Nervensystem und die Horngebilde. Die Benennung der einzelnen Keimblätter, wie sie *Remak* aufgestellt hat, gibt uns schon an, welche Gewebe wir aus ihnen ableiten können.

Das Nervenhornblatt enthält die ersten Anlagen für das centrale und periphere Nervensystem, die Horngebilde, die Linse, das Stratum pigmentosum chorioideae und das innere Epithel des Amnions. Das Darmdrüsenblatt liefert das Epithel des Darmcanales und der Ausführungsgänge jener Organe, die unter dem Namen der Darmdrüsen, Lunge, Leber, Pankreas etc., zusammengefasst werden, und die Enchymzellen dieser Drüsen; in dem zwischen diesen beiden liegenden motorisch-germinativen Blatt finden wir das Grundmaterial für alle übrigen Gebilde des Wirbelthierleibes.

His versuchte auf Grund seiner Untersuchungen am Hühnerei die Zweiblättertheorie wieder in ihre früheren Rechte einzusetzen.

Er unterschied zwei von einander getrennte Keimanlagen, von denen die eine von Anfang an vorhanden sei, die andere aber von der Peripherie her in den Embryo hineinwachse. Ersteres bezeichnete er als Archiblast (Hauptkeim), letzteren als Parablast (Nebenkeim). Vom Archiblast nahm *His* an, dass seine Zellen nach der Befruchtung von den Furchungszellen geliefert werden und somit Producte beider Eltern sind, deren Eigenschaften sie auf

den Embryo übertragen; den Parablast liess *His* aus den Zellen des weissen Dotters hervorgehen, welche er für mütterliche Leukocyten ansah, die noch vor der Befruchtung des Eies durch active Wanderung in das Eierstocksei gelangen. Der Archiblast liefert nach *His* nur das Nervengewebe, das Muskelgewebe, das Epithelgewebe und das Drüsengewebe; der Parablast bildet die Bindesubstanzen, das Blut, die Blutgefässe, die Blutgefässdrüsen und die Lymphdrüsen.

Der Parablast wurde von *Disse* als Gefässblatt, von *Rauber* als Desmohämoblast und von *Kollmann* als Akroblast bezeichnet.

Aus dem Archiblast liess *His* eine Zellenlage (obere Nebenplatte) und aus dem Parablast die untere Nebenplatte hervorgehen. Die beiden Nebenplatten liegen zwischen den beiden ersten Keimblättern. Alle Schichten seien anfangs in der ganzen Ausdehnung des Keimes durch Fortsätze mit einander vereinigt. Später trete von der Peripherie des Keimes gegen den axialen Theil desselben eine Trennung dieser Schichten ein, nur im axialen Theile sei die Verwachsung längere Zeit zu sehen. Die beiden Nebenplatten von *His* entsprechen dem mittleren Keimblatte *Remak's*. Nach dieser Lehre besteht der Keim ursprünglich nur aus zwei Keimblättern, welche das Substrat für sämmtliche Gebilde des Thierleibes liefern. Eine Entwicklung des mittleren Keimblattes, unabhängig von den beiden anderen, stellt *His* entschieden in Abrede. Ausser den genannten Schichten beschreibt *His* eine Gefässschichte, Vasogen-Membran genannt, die am Rande des Keimes vom sogenannten Keimwalle entsteht und gegen den axialen Theil des Embryos zieht.

Die Annahme von *His* über die Bildung der Keimblätter weicht somit bedeutend von den Angaben *Remak's* ab. Die modernen Hilfsmittel der Technik setzten die Untersucher in den Stand, an einer grösseren Reihe von Thieren die Entwicklung der Keimblätter zu studieren. Es ergaben sich dabei bei Vertebraten erhebliche Verschiedenheiten in der Auffassung, insbesondere bezüglich der Entwicklung des mittleren Keimblattes. Unsere heutigen Ansichten über die Entwicklung des Mesoderms gingen aus Untersuchungen hervor, welche an den Wirbellosen angestellt wurden. *Kowalewsky*, *Metschnikoff*, *Balfour*, *Bütschli*, *Duval*, *Goette*, *Hatschek*, *Selenka*, *Hoffmann*, *Kölliker*, *Katschenko*, *Romiti*, *Scott*, *Waldeyer* und besonders die Brüder *Hertwig*

hatten bewiesen, dass bei den Wirbellosen die Keimblattbildung ähnlich wie bei den Wirbelthieren vor sich geht. Man lernte die Formen kennen, welche die Wirbellosen in den frühen Entwicklungsstadien zeigen, indem man die ganzen Eichen unter dem Mikroskope beobachtete und die Aufeinanderfolge der Bildungsvorgänge studierte. Besonders wurden diese Untersuchungen an Echinodermen, Chaetognathen, Brachiopoden und am Amphioxus ausgeführt; man konnte dann bei den Fischen, Amphibien, Vögeln und auch bei den Säugethieren entsprechende Vorgänge auffinden; es ist damit festgestellt worden, dass die Entwicklung des Mesoderms bei allen Thierclassen auf secundäre Weise aus den primären Keimblättern erfolgt. Eine eigene Form des Mesoderms ist das Mesenchym, welches aus Zellen besteht, die aus den Epithelien der beiden primären Keimblätter hervorgehen und durch ihre Isolierung eine grössere Selbstständigkeit gewinnen, als sie den Epithelzellen zukommt; charakteristisch für die Mesenchymzellen ist ihr Vermögen, nach Art der Amöboidzellen ihre Gestalt zu ändern.

Dabei soll bemerkt werden, dass sich einige neuere Autoren, wie *Kleinenberg, Zelinka, Heymons, Bergh* u. A. gegen die Aufstellung eines eigenen Mesoderms wenden und auf Grund der Befunde an Wirbellosen den Satz vertreten, es gebe gar kein mittleres Keimblatt. Die Resultate der Forschung an Wirbelthierembryonen nöthigen uns aber, die Theorie vom Bestehen eines mittleren Keimblattes festzuhalten, umsomehr als auch in anderer Beziehung die Entwicklung der Wirbelthiere und die der Wirbellosen bedeutende Differenzen zeigt; so stellt *Lwow* die Homologie der Gastrulation bei den Wirbelthieren und den Wirbellosen in Abrede und erkennt nur dem Amphioxus eine echte Gastrula im Sinne der Wirbellosengastrula zu.

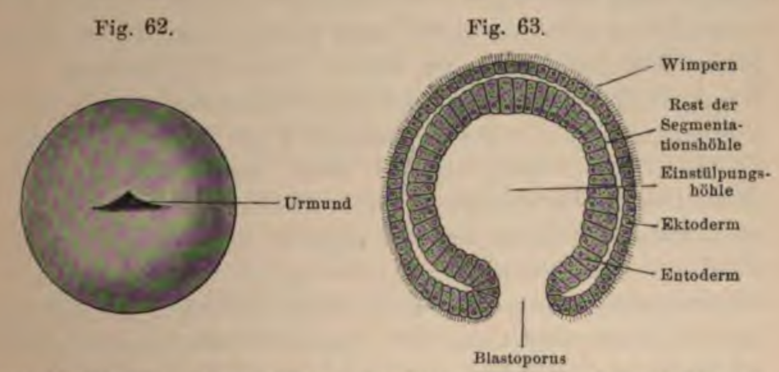
Die Entwicklung der Keimblätter.

Die Entwicklung der Keimblätter hängt in erster Linie mit der Bildung der Gastrula und in zweiter Linie mit der Bildung des Coeloms (Pleuroperitonealhöhle) zusammen.

Als Gastrula (Becherlarve) bezeichnet man ein durch Einstülpung aus der Blastula entstandenes Hohlgebilde; wir müssen ihr Auftreten als eine ontogenetische Eigenthümlichkeit der Thiere ansehen.

Auf die Gastrulaform hat zuerst *Johannes Müller* bei seinen Untersuchungen über die Echinodermen aufmerksam gemacht. *Kowalewsky*, *Metschnikoff* und *Bütschli* haben ihre Entstehung bei verschiedenen wirbellosen Thieren, *Hatschek* beim Amphioxus, *Kupffer*, *Duval*, *Remak*, *Stricker*, *Koller* (unter *Stricker's* Leitung) bei Wirbelthieren im Allgemeinen und *van Beneden* speciell beim Säugethierei nachgewiesen.

Die einfachste Thierform, welche als Gastrula auftritt, besteht aus zwei Zellenlagen, von denen die eine an der äusseren und die andere an der inneren Oberfläche einer Höhle liegt, welche mit der Aussenwelt durch eine rundliche, bald grössere, bald kleinere



Dreissig Stunden altes Ei von Triton taeniatus, nach *Hertwig*.

Gastrula vom Amphioxus lanceolatus im Längsschnitte, nach *Kowalewsky*.

Oeffnung in Verbindung steht; die äussere Oberfläche bezeichnet man als Ektoderm, die innere Zellenlage ist das Entoderm, die Höhle wird als Urdarm und ihre Mündung nach aussen als Urmund (Prostoma oder Blastoporus) bezeichnet (Fig. 62).

Beide Zellenlagen, welche die Gastrula begrenzen, das Ektoderm und Entoderm, gehen am Urmunde in einander über (Fig. 63).

Ein umschriebener Theil des Entoderms an der Kuppe der Gastrula, genau dem Urmunde gegenüber, formt sich zu einem isolierten Zellenstrange, welcher später zur Chorda dorsalis wird, die gerade unterhalb des Centralnervensystems zu liegen kommt.

Die Form der Gastrula ist verschieden, ebenso wie die Form der Blastula. Die Gastrula entsteht in vielen Fällen dadurch, dass sich an

dem vegetativen Pole die Elemente einstülpen; je nach der Art der Furchung liegen nun die Furchungszellen entweder in einfacher Lage oder in grösseren Anhäufungen an dem vegetativen Pole, oder es hängt ihnen noch eine grössere ungefurchte Masse sammt dem Deutoplasma an. Deshalb zeigt die Bildung der Gastrula in mehrfacher Weise Verschiedenheiten. Zuweilen erscheint die Gastrula derart, dass man die ursprüngliche Gastrulaform nur durch Vergleiche finden kann. Unter den heute lebenden Metazoen zeigen noch viele Cnidarier den Bau der Gastrula.

Von der Gastrula ausgehend, verglichen *Haeckel* und unabhängig von ihm *Ray Lankester* die einzelnen Thierclassen in ihrer Entwicklung mit einander. Es gelang nun der Nachweis, dass die Gastrulaform in einer mehr oder weniger veränderten Gestalt bei jedem Thierindividuum zu irgend einer Zeit auftrete, und die Gastrulation wurde als ein bei allen Thierclassen übereinstimmender Vorgang erkannt. In ihrer einfachsten Form bildet die Gastrula den Urdarm (Archenteron); auf einer zweiten Entwicklungsstufe bildet sich aus dem Urdarm die Leibeshöhle (Coelom), und auf noch weiteren Stufen ist der Urdarm nur ein vorübergehendes Gebilde, dessen Function von dem später auftretenden secundären Darm übernommen wird. Auf Grund derartiger Erfahrungen sah *Haeckel* in der Gastrulation die erbliche Wiederholung einer uralten gemeinsamen Stammform der Metazoen, welche er als Urdarmthier (Gastraea) bezeichnet; man pflegt diese Theorie dementsprechend die Gastraeatheorie zu nennen.

Auf sie baut sich die jetzt herrschende Coelomtheorie der Brüder *Hertwig* auf, welche aus dem Urdarm die Entwicklung des mittleren Keimblattes ableitet. Die Entstehung der Keimblätter erfolgt nicht, wie man früher angenommen hat, durch Spaltung, sondern durch Einstülpung und durch Ausstülpung. Der Furchungsvorgang führt, wie wir oben geschildert haben, zur Entstehung der einschichtigen Blastula, aus welcher durch die Einstülpung die zweischichtige Gastrula hervorgeht; dadurch dass der Hohlraum der Gastrula paarige Divertikel ausstülpt, welche zwischen die beiden Gastrulaschichten hineinwachsen, entstehen die beiden Blätter des Mesoderms. Wir werden auf diese Vorgänge bei der Schilderung des mittleren Keimblattes näher eingehen. Hier soll nur darauf hingewiesen werden, dass einige Thiere sich nur aus zwei Keimblättern

entwickeln und nur eine einzige, durch die Einstülpung entstandene Höhle, den Urdarm, besitzen; zu ihnen gehören die Coelenteraten und die einer echten Leibeshöhle entbehrenden Pseudocoelier. Zum Unterschied von ihnen bezeichnet man diejenigen Thiere, welche eine echte Leibeshöhle besitzen, als Coelomaten.

Die zwischen den epithelialen Keimblättern befindlichen Lücken und Spalten (erste Lymphräume) werden von einem Zwischengewebe ausgefüllt, dessen Zellen aus den primären Keimblättern stammen, und das als Mesenchym bezeichnet wird.

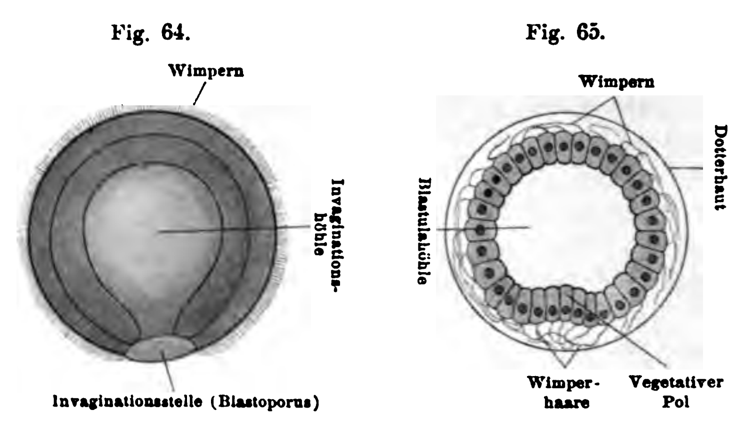
Das mittlere Keimblatt bildet sich somit aus zwei Abschnitten, aus den durch die Ausstülpung der Urdarmhöhle entstandenen Coelomdivertikeln (Mesoblast) und aus dem Mesenchym. Es ist demnach den beiden anderen Keimblättern nicht gleichwertig und wird als secundäres Blatt bezeichnet. Die Zellen, welche die Coelomdivertikel begrenzen, erhalten einen epithelialen Charakter und werden als Mesothel bezeichnet.

Man unterscheidet nach den Untersuchungen, die an wirbellosen Thieren ausgeführt wurden, zwei Hauptgruppen der Gastrulation, die polare und die apolare Gastrulation; in die Gruppe der polaren Gastrulation gehören die Invagination, die Epibolie, die polare Einwucherung; zur apolaren Gastrulation gehören die multiloculäre Einwucherung und die Delamination. Die Form der Gastrulation hängt auf das Innigste mit der Blastulabildung zusammen.

Bei den Eiern des Amphioxus, der Sagitta und der Echinodermen, bei denen es sich um eine totale äquale oder adäquale Furchung handelt, entsteht eine Blastula mit grosser centraler Furchungshöhle (Coeloblastula oder Archiblastula); die daraus hervorgehende Gastrula kommt auf dem Wege der Einstülpung der Zellen des vegetativen Poles zu Stande (Fig. 64 u. 65) und wird deshalb als Invaginationsgastrula (embolische Gastrula) bezeichnet. Diese Form der Gastrulation kommt auch nach allen anderen Furchungsarten vor, so bei den Wirbelthieren sowohl nach inäqualer als auch nach äqualer Furchung und bei den Arthropoden nach superficieller Furchung. Bei den meisten Hydrozoen, deren Eier eine totale äquale Furchung durchmachen, entsteht das Entoderm nicht durch Einstülpung, sondern die Zellen des vegetativen Poles der Blastula verlassen den Zusammenhang mit

den übrigen Zellen des Blastoderms, nehmen eine rundliche oder eine amöboide Gestalt an und wandern in die Blastulahöhle entweder einzeln oder im Vereine mit anderen Zellen ein, so dass die Blastulahöhle mit Entodermzellen erfüllt wird; man bezeichnet diese Form als Planula; erst später bildet sich in der Masse von Entodermzellen ein Spaltraum, welcher zur Urdarmhöhle wird, und durch Dehiscenz der Wandung entsteht eine Mundöffnung; man nennt diese Form der Entodermbildung die polare Einwucherung (hypotrope Immigration). Bei einigen Hydroiden

Fig. 64. Fig. 65.



Gastrulastadium von Amphioxus lanceolatus, nach *Kowalewsky*.

Beginn der Gastrulation bei Synapta digitata (Echinodermen), nach *Selenka*.

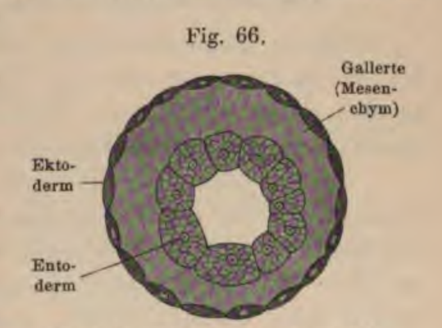
(Eucope) hat aber *Metschnikoff* beobachtet, dass die Einwanderung an verschiedenen Punkten der Oberfläche erfolge, und er hat für diese Form den Ausdruck der multiloculären (allseitigen) Einwucherung eingeführt.

In einigen Fällen der totalen inäqualen Furchung, wie bei Anneliden (Bonellia, Terebella Meckelii und anderen Polychäten), sowie bei den Ctenophoren ist die Entstehung der Gastrula anders. Nach Ablauf des Furchungsprocesses finden wir eine ziemlich solide Zellenmasse, an der man zwei Abschnitte unterscheiden kann, einen aus grossen, dotterreichen Zellen bestehenden Entodermabschnitt und einen aus kleinen, dotterarmen Zellen zusammengesetzten Ektodermantheil, welcher dem Entodermabschnitt wie eine Kappe aufsitzt (Sterroblastula); indem sich die kappenförmige Ektodermanlage

flächenhaft ausbreitet, schiebt sie sich über die Entodermmasse hinweg, bis das Ektoderm endlich einen mit einer Oeffnung (Blastoporus) versehenen Sack bildet, in dessen Innerem die Entodermmasse liegt (Sterrogastrula, Umwachsungsgastrula, epibolische Gastrula). Die Urdarmhöhle entwickelt sich secundär als Spaltraum in der Entodermmasse; der Blastoporus ist von einem Dotterpfropf ausgefüllt.

Eine besondere Form der Gastrulabildung ist die durch Delamination (Fig. 66). Bei Hydroiden, z. B. bei den Geryoniden, wird durch eine totale äquale Furchung eine Coeloblastula gebildet, an deren Blastomeren man einen oberflächlichen ektoplasmatischen und einen inneren endoplasmatischen, dotterreicheren Antheil erkennen kann; im sechzehnzelligen Stadium ist bereits eine durch das Auseinanderweichen der Blastomeren entstandene Furchungshöhle zu sehen; dadurch dass nun in jeder Blastomere eine Quertheilung erfolgt, trennt sich der ektoptasmatische Theil vom endoplasmatischen, und es entwickelt sich eine zweischichtige, geschlossene Zellblase (Diblastula), deren Aussenschichte zum Ektoderm, deren Innenschichte zum Entoderm und deren Blastulahöhle direct zum Gastrocoel (Urdarmhöhle) wird.

Fig. 66.



Gastrula (Delaminationsgastrula) eines Cnidariers (Liriope mucronata), nach *Metschnikoff*.

Man spricht auch von einer oralen Gastrula und von einer analen Gastrula, je nachdem die Einstülpungsstelle (Blastoporus) dem künftigen Munde oder dem künftigen After entspricht. Bei den Medusen mit einer Invaginationsgastrula (z. B. Pelagia) wird der Blastoporus direct zum Mund des Thieres, hinter welchem sich die Ränder zu einer Gastrularaphe vereinigen; bei den Echinodermen wird der Blastoporus zum After. Bei den Arthropoden schliesst sich aber der Blastoporus gänzlich, so dass sich sowohl Mund als After neu bilden müssen. Bei Peripatus aber entsteht, wie *Balfour* und *Sedgwick* angeben, durch eine in der Mitte erfolgende Verwachsung der Ränder aus dem vorderen Abschnitte

des Blastoporus der Mund, aus dem hinteren Abschnitte der After. Bei den Petromyzonten wandelt sich der Blastoporus vollständig zum After um, während er bei Amphioxus in keiner Beziehung zum After steht. Bei den Amphibien theilt sich der Blastoporus in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt; der vordere Abschnitt wird zum After, der hintere Abschnitt wird zu einer Communication zwischen dem Rückenmarksrohr und dem Darmrohr (Canalis neuroentericus).

Die Keimblätterbildung bei den Säugethieren.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Keimblätter bei den Säugethieren sind aus Untersuchungen geschöpft, welche an den Eiern von Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen, Hunden, Maulwürfen etc. angestellt wurden.

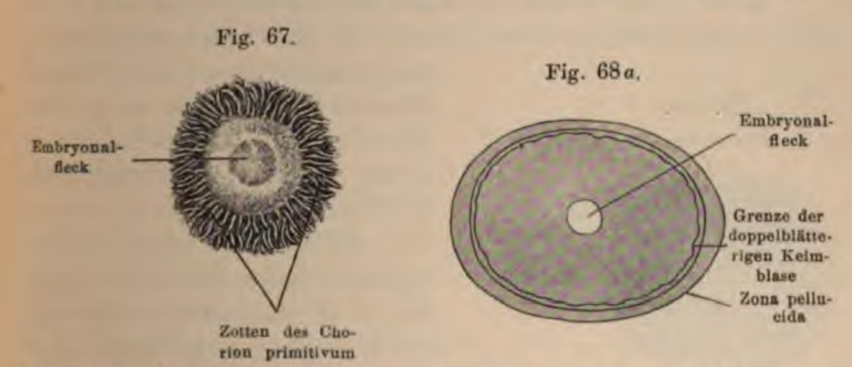
Die jüngsten Eier, die *v. Baer* im Uterus einer Hündin fand, waren kaum $^{1}/_{3}$ Linie gross und nicht vollkommen durchsichtig. Sie besassen, ins Wasser gebracht, zwei Hüllen. An der inneren war an einer Stelle ein unregelmässiger Zellenhaufen bemerkbar. Die älteren Eier waren elliptisch, durchsichtig und liessen ebenfalls zwei Hüllen unterscheiden. Die äussere dieser Hüllen nannte *Baer* Membrana corticalis oder Chorion, die innere bezeichnete er als Membrana vitellina. Der Zellenhaufen wurde als Blastoderma, Keimhaut, bezeichnet. Später ist an der Stelle, wo sich der Embryo findet, eine deutliche Sonderung in zwei ungleiche Zonen, in eine kleinere mittlere (Fruchthof) und eine grössere äussere Zone (Gefässhof), bemerkbar. Die erstere birgt die Embryonalanlage.

Um Kanincheneier zu untersuchen, ist es am besten, am vierten bis siebenten Tage nach der Befruchtung die Uterinhöhle zu eröffnen. Die Eichen liegen zu dieser Zeit nahe der Einmündung des Eileiters und sind noch nicht an der Genitalschleimhaut befestigt. Die Eier des Kaninchens brauchen etwa drei Tage, die Eier des Hundes sieben Tage, um den Eileiter zu durchwandern. So lange das Ei noch im Eileiter liegt, ist es von einer Gallertschichte umgeben, und die Zona pellucida ist verdickt. Wenn das Ei in der Uterinhöhle liegt, so verschwindet die Grenze zwischen Gallertschichte und Zona pellucida, die beiden

Schichten werden dünner, bis die Zona pellucida in eine sehr zarte Membran umgestaltet ist und die Gallertschichte nahezu ganz schwindet.

Innerhalb der Zona pellucida zeigt der Dotter Bewegungen, welche schon *Bischoff* beschrieben hat; sie rühren von Cilien an der Oberfläche des Eies her.

Bringt man ein frisch aus dem Uterus genommenes Kaninchenei in eine Flüssigkeit (Wasser), so lassen sich an demselben wie beim Hundeeichen zwei concentrische Membranen unterscheiden; die innere zeigt deutlich eine Zusammensetzung aus Zellen; die äussere



Menschliches Ei von 12—13 Tagen, nach *Reichert*. Vierfache Vergrösserung.

Sieben Tage altes Kaninchenei von 35 *mm* Länge, von oben gesehen, nach *Kölliker*.

Schichte ist nach *Bischoff* eine Vereinigung der Eiweissschichte und der Zona pellucida.

An der inneren Schichte ist an einer umschriebenen Stelle ein heller weisser Fleck zu sehen, welcher von *Baer* und *Burdach* der Keimhügel, von *Coste* Tache embryonaire (Embryonalfleck) genannt wird. *Bischoff* bezeichnet diesen Fleck als den Fruchthof, der in diesem Stadium noch rund ist. Auf der Oberfläche des ganzen Eichens werden ungefähr am siebenten Tage kleine Erhabenheiten sichtbar, welche als Zöttchen aufgefasst und mit dem Namen Chorion primitivum bezeichnet werden.

Reichert, Coste Bischoff, und *Hensen* haben genauere Angaben über die frühesten Stadien des Säugethiereies gemacht.

Die Zeitdauer des bläschenförmigen Zustandes ist bei den verschiedenen Säugethiereiern verschieden.

Beim Meerschweinchen	$3^1/_2$	Tage
» Kaninchen	4	»
Bei der Katze	7	»
» Wiederkäuern u. Pachydermen	10—12	»
Beim Menschen (*Reichert*) (Fig. 67)	10—12	»
Bei dem Hunde	11	»
» » Fuchs (*Bischoff*)	14	»
Beim Reh	2	Monate.

In der ersten Hälfte dieser Zeit ist das Eichen in der Uterinhöhle fixiert. Anfangs nimmt das Ei als Nahrungsmaterial höchst wahrscheinlich das Secret der Uterinhöhle auf, welches bei einigen Thieren nicht unbeträchtlich ist. Dieses führt den Namen der Uterinmilch.

Fig. 68 *b*.



Sieben Tage altes Kaninchenei, von der Seite gesehen, nach *Kölliker*.

Beim Menschen liegt der Embryonalfleck in der Regel gegen die Rückenwand des Uterus gerichtet. Bei den übrigen Säugethieren hat der Embryonalfleck seine Lage an einer Stelle, die dem Peritonealrande des Fruchthälters zugewendet ist.

Der **Embryonalfleck** (Area embryonalis) auf dem bläschenförmigen Ei ist anfangs rundlich und wird später oval. Die Keimblase wird anfänglich von einer einfachen Zellenlage gebildet; späterhin wird diejenige Hälfte des Eies, welche den Embryonalfleck trägt, zweiblätterig (Fig. 68 *a*), und das Ei trägt unterhalb der Aequatorialzone eine Linie (Fig. 68 *b*), welche noch am siebenten Tage deutlich markiert ist und die Grenze darstellt, bis zu der die Wand der Keimblase zweiblätterig ist. Das zweite Blatt geht nach *Kölliker* und *Hensen* von einer an einer umschriebenen Stelle der Innenwand liegenden Auflagerung einiger Zellen aus, welche als ein Rest von Furchungskugeln aufzufassen sind. Mit dem Vorschreiten der vom zweiten Blatt gebildeten inneren Auskleidung der Keimblase rückt die oben erwähnte Linie vor. Die Zellenauflagerung, von

der die entodermale Auskleidung des Eies ausgeht, entspricht aber nicht der Stelle, an welcher später der Embryonalfleck sichtbar wird.

Aus der bisherigen Schilderung ist nun ersichtlich, dass die Begrenzung der Keimblase anfangs durch eine Lage, später durch zwei Lagen von Zellen gebildet wird. Das äussere Blatt (Ektoderm) besteht aus dickeren und höheren Zellen, das innere Blatt (Entoderm) besteht aus glatten Zellen, welche mit einander in innigem Zusammenhange stehen (Fig. 69). An der Stelle, wo sich der Embryonalfleck zeigt, ist das Ektoderm auffallend dick und bedingt dadurch die Undurchsichtigkeit des Embryonalfleckes (*Kölliker*).

Fig. 69.

Durchschnitt durch den Embryonalfleck eines siebentägigen Kanincheneies, nach *Kölliker*.

Die Eier, welche beim Kaninchen zur selben Zeit in demselben Uterushorn gefunden werden, sind nicht alle von gleicher Entwicklung; diejenigen Eier, welche dem Muttermund näher liegen, zeigen eine weitere Entwicklung als die nach oben liegenden; es dürfte dies von der Ungleichzeitigkeit der Befruchtung abhängen.

Nach *Hensen* zeigt sich bei Meerschweinchen am achten Tage eine von Furchungskugeln umgebene Höhle; die ganze Wand der Höhle besteht aus Elementen des Ektoderms; nach aussen von diesen Zellen liegen Furchungskugeln, die sich später um das Ektoderm lagern und das Entoderm bilden. Wir finden also auch beim Ei des Meerschweinchens eine zweiblätterige Keimblase und am Ektoderm eine dem Embryonalfleck entsprechende Verdickung, doch findet hier eine Umkehrung der Keimblätter statt, so dass das Ektoderm nach innen liegt. Nach den Mittheilungen, welche Graf *Spee* über menschliche Embryonen veröffentlichte, scheint auch in den frühesten Stadien des menschlichen Embryonallebens eine Umkehrung der Keimblätter stattzufinden.

An der Keimblase gehen Veränderungen vor, welche äusserlich bemerkbar sind. Der Embryonalfleck wird oval, am vorderen Pol breiter als am hinteren Pol. Am Rande des schmalen Poles tritt eine Verdickung auf, welche in Form eines gegen den breiten Pol

ziehenden Wulstes in den Embryonalfleck hineinragt (Fig. 70); dieser Wulst vergrössert sich in der Richtung von hinten nach vorne und stellt einen Streifen mit einer Rinne dar. Dieser Streifen wird als Primitivstreifen bezeichnet (Fig. 71).

Ungefähr am achten Tage der Entwicklung beginnt das Ei sich an der Wandung des Uterus festzusetzen; kurze Zeit vorher und um diese Zeit findet man an Durchschnitten des Primitivstreifens (*Kölliker*), dass eine Verdickung und eine Wucherung des Ektoderms auftritt, welche auf eine Neuproduction von Zellen zurückzuführen ist; aus der Verdickung bildet sich nach *Kölliker*

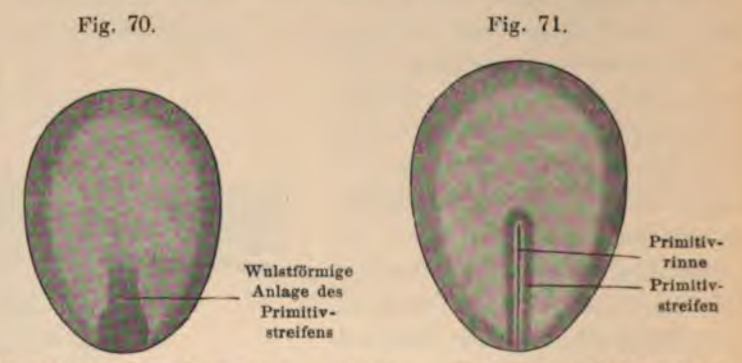


Fig. 70. Embryonalfleck eines 5 *mm* langen Kanincheneies von sieben Tagen; Länge des Embryonalfleckes 1·61 *mm*; nach *Kölliker*.

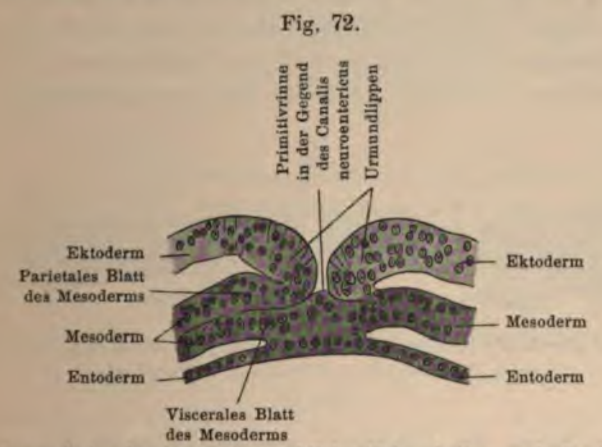
Fig. 71. Embryonalfleck eines achttägigen Kanincheneies; Länge des Embryonalfleckes 1·73 *mm*; nach *Kölliker*.

das Mesoderm. Der Primitivstreifen besitzt demnach eine hohe Bedeutung, weil sich in seinem Gebiete das Mesoderm aus ektodermalen Elementen bildet. Dieser Primitivstreifen hängt mit der späteren Anlage des Embryos, besonders mit dessen Medullarwülsten, wie sie in späteren Stadien an dem durchsichtigen Keime zu beobachten sind, nicht zusammen.

Nach *Hensen*, der seine Beobachtungen am Kaninchenei anstellte, betheiligen sich sowohl das Ektoderm als auch das Entoderm an der Bildung des mittleren Keimblattes, wenn auch in verschiedener Weise und mit verschieden grosser Masse. Man sieht an Querschnitten durch die Keimscheibe, dass in der Mitte, wo das mittlere Keimblatt entsteht, drei Blätter fest an einander haften.

An dem periphersten Ende des Primitivstreifens zeigt sich nach *Heape, Selenka* u. A. ein Uebergang des äusseren und des inneren Keimblattes in einander. Dieser Beobachtung schliesst sich die Angabe von *E. van Beneden* an, dass während des Furchungsprocesses am Kaninchenei ein Blastoporus deutlich erkennbar wird; man sieht sich dadurch zur Annahme (*O. Hertwig*) veranlasst, dass bei den Säugethieren ein Urmund auftrete, an dem die primären Keimblätter mit einander zusammenhängen, und dass bei den Säugethieren ähnliche Verhältnisse obwalten dürften, wie wir sie

Fig. 72.



Querschnitt durch eine menschliche Keimscheibe, nach Graf *Spee*.

oben im Allgemeinen für die Bildung des Mesoderms kennen gelernt haben (Fig. 72).

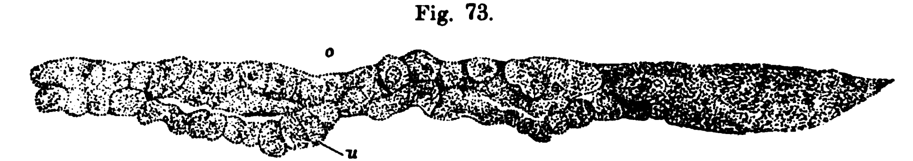
Nach *van Beneden* geht, wie bereits oben erwähnt, aus der Furchung des Säugethiereies eine Metagastrula (epibolische Pseudogastrula) hervor, welche sich vollkommen schliesst; die an der Oberfläche liegenden Zellen bezeichnet er als Blastoderm; die inneren Zellen, welche den Dotterzellen der anderen Wirbelthiere entsprechen, werden erstes Entoderm genannt. Dieser Keim dehnt sich dann zur Form einer Keimblase aus, deren geräumige Höhle vom Blastoderm umschlossen wird, während das erste Entoderm als eine Anhäufung dunkler Zellen an einer circumscripten Stelle liegt und sich von hier aus an der Innenfläche der Blase ausbreitet. Durch eine Einwucherung des Blastoderms zwischen die Zellen des ersten Entoderms entsteht das zweite

Entoderm, welches die aus dem inneren Keimblatte entstehenden Gebilde abgibt. An der Stelle dieser Einwucherung tritt auch der Primitivstreifen und der Rest des Blastoporus auf.

Die Keimblätterbildung im Vogelei.

Die Keimblattbildung beim Vogelei wurde schon frühzeitig vielfach studiert, da das Material leicht zu beschaffen ist. An der Keimscheibe im frisch gelegten und unbebrüteten Hühnerei fand schon *Remak* zwei von einander gesonderte Blätter, zwischen denen das dritte Keimblatt (Mesoderm) während der ersten Stunden der Bebrütung auf-

Fig. 73.



Querschnitt durch die Keimhaut des befruchteten unbebrüteten Hühnereies, nach *Peremeschko*. *o* Ektoderm, *u* Entoderm.

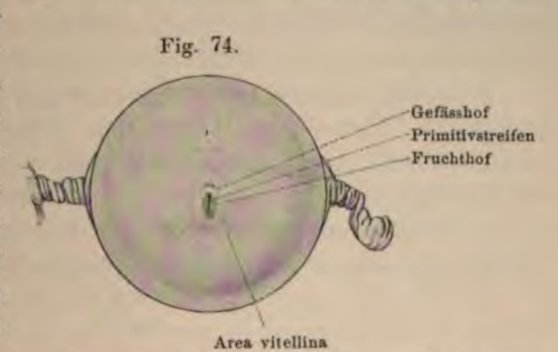
tritt. *Remak* leitete das Mesoderm aus dem inneren Keimblatt ab. Gestützt auf Untersuchungen, welche *Stricker* an den Batrachiereiern ausführte, und die im Weiteren angeführt werden sollen, machte *Peremeschko* unter *Stricker's* Leitung folgende Beobachtungen: Die beiden übereinander liegenden Zellschichten, die an der Keimscheibe des befruchteten, aber unbebrüteten Eies zu beobachten sind, erscheinen im peripheren Theile der Keimscheibe verschmolzen und treten hier in Form einer grobgranulierten Masse auf, während sie in der Mitte der Keimscheibe von einander deutlich zu sondern sind (Fig. 73); diese beiden Blätter sind von verschiedener Dicke.

Rings um die Keimscheibe liegt eine Erhöhung, die von grösseren Elementen gebildet und Keimwall oder Randwulst genannt wird. Aehnliche Elemente liegen in einer unterhalb der Keimscheibe liegenden Höhle, der Dotterhöhle.

In den ersten Bebrütungsstunden wird die Dotterhöhle grösser und die Keimscheibe nimmt an Ausdehnung zu. Die beiden Schichten,

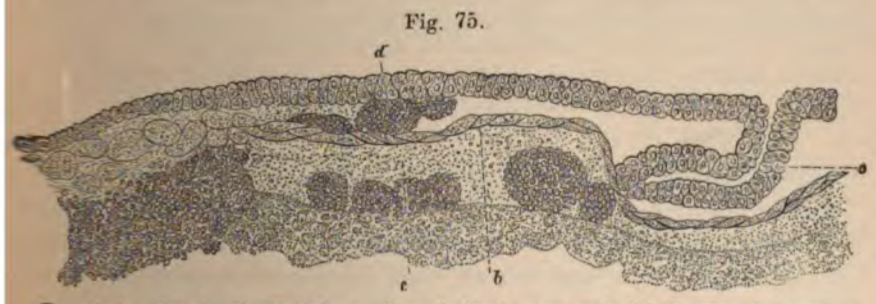
welche den Keim zusammensetzen, werden in ihrer ganzen Ausdehnung von einander deutlich getrennt, die untere ist ringsherum am peripheren Theil mächtiger als im Centrum. Die Elemente der unteren Schichte zeigen sich auf dem Durchschnitte spindelförmig mit einem deutlichen Kern, ihre Längsachse liegt parallel mit der Ausbreitung des Keimes. Die Elemente der oberen Schichte werden in verticaler Richtung zum Keime grösser mit deutlichem Kerne. Wenn man die Keimhaut in diesem Stadium in toto beobachtet, so unterscheidet man an ihr zwei gesonderte Partien, eine centrale und eine periphere. Die erstere ist der Fruchthof, die letztere, welche durchsichtiger ist, bildet

Fig. 74.



Oberflächenansicht des gelben Dotters eines 16 Stunden bebrüteten Hühnereies mit den seitlichen Chalazien, nach *Duval.*

Fig. 75.



Querschnitt durch die Keimhaut eines befruchteten und 17 Stunden bebrüteten Hühnereies. *o* oberes, *b* unteres Keimblatt; *c* Dotterhöhle; *d* Mesodermelemente.

den Gefässhof des Keimes (Fig. 74). Die obere Schichte breitet sich über den Frucht- und Gefässhof aus, die untere setzt sich nur bis an die Grenze des Fruchthofes fort und geht in den Keimwall über.

Nun findet man in späteren Stadien der Entwicklung, ungefähr in der siebzehnten Stunde der Bebrütung, zwischen den beiden Schichten des Keimes grössere kugelförmige Gebilde mit einem

körnigen Inhalte, ähnlich den Zellen in der Dotterhöhle (Fig. 75). Man kann annehmen, dass sich die Elemente am Boden der Höhle vermehren, sich zwischen die beiden vorhandenen Schichten in der ganzen Peripherie des Keimes vorschieben und daselbst das Material für das mittlere Keimblatt liefern. Mit dem Vorschieben der Elemente wird die Höhle unter dem Keime grösser.

Allmälig werden die vorgeschobenen Elemente des mittleren Keimblattes kleiner und bilden eine continuierliche Masse, die im axialen Theile des Embryos mit dem äusseren Keimblatte verwächst (Fig. 76).

Die Elemente am Boden der Furchungshöhle wurden von *Peremeschko* auf dem heizbaren Objecttische auf ihre Lebensäusserungen geprüft. Bei einer Temperatur von 32—34° C. zeigten dieselben lebhafte Formveränderungen. Diese Formveränderungen sind sowohl am bebrüteten wie auch am unbebrüteten Ei zu sehen. Hingegen zeigen die Elemente des weissen und des gelben Dotters, mit Ausnahme der Molecularbewegung der Körnchen, keine Bewegungserscheinungen.

Fig. 76.



Querschnitt durch den Schwanztheil eines Hühnerembryos am Anfange des zweiten Tages. *R* Rückenfurche; *h* Ektoderm, in der Mitte verdickt und mit dem mittleren Keimblatte (*M*) verwachsen; *D* Entoderm. Die Gebilde unter dem Entoderm sind Kugeln des gelben Dotters.

Die Bildung der Keimblätter beim Huhne wurde von *His* in der Weise dargestellt, dass jene Elemente, welche wir als mittleres Keimblatt beschreiben, theilweise von der oberen, theilweise von der unteren Hauptplatte herstammen; dazu kommt noch ein Gefässblatt, welches aus dem Keimwalle gegen die Mitte der Embryonalanlage hinzieht und das Material für die Bindesubstanzen enthält. Da nun der Keimwall am Rande mit den Elementen des Entoderms zu-

sammenhängt, so nahm *His* eine Betheiligung des unteren Keimblattes an der Bildung des Mesoderms an. *His* scheint der Erste gewesen zu sein, welcher den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang des mittleren Keimblattes mit dem Entoderm und dem Ektoderm nachwies. Es beschäftigten sich auch mehrere andere Untersucher mit dieser Frage, wie *Waldeyer, Goette, Balfour, Foster, Hensen, Durante,* in letzterer Zeit *Duval*, *Hatschek* und *Rabl*; die einen lassen das mittlere Keimblatt aus dem äusseren, die anderen aus dem inneren hervorgehen, und manche Autoren geben eine Betheiligung beider Keimblätter bei der Bildung des mittleren Keimblattes zu. *Balfour* und *Foster* nehmen ausser der Betheiligung des Entoderms noch eine Theilnahme eigener Furchungskugeln bei der Bildung des mittleren Keimblattes an; ebenso lässt *Durante* das mittlere Keimblatt aus dem Entoderm hervorgehen, doch schreibt er den Furchungskugeln von *Peremeschko* für die Bildung des mittleren Keimblattes keine Bedeutung zu.

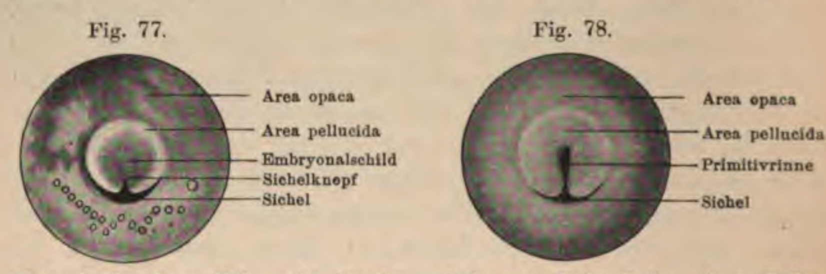
Kölliker beschrieb an dem ausgebreiteten Keime am Schwanzende einen Streifen, den er als Primitivstreifen bezeichnete (Fig. 70); an dieser Stelle entwickelt sich das Mesoderm, welches nach *Kölliker* aus den Elementen des äusseren Keimblattes entstehen soll; anfangs ist es im Gebiete des Primitivstreifens mit dem äusseren Keimblatte innig verwachsen, und erst später trennen sich die beiden Blätter.

Von grösserer Bedeutung für die gegenwärtige Lehre von der Entstehung des Mesoderms in der Weise, wie sie auf Grund der Befunde bei Wirbellosen angenommen wird, sind die Arbeiten von *Koller* und von *Duval.*

Durch die Untersuchungen von *Stricker* wurde festgestellt, dass bei Knochenfischen der Keim am Rande einen Wulst zeigt, der die Anlage des künftigen Embryos darstellt; auf den Durchschnitten durch den Randwulst kommen die Keimblätter zur Ansicht. *Stricker* liess nun durch *Koller* an Flächenansichten und auf Durchschnitten die unbebrütete und die bebrütete Keimscheibe in dieser Hinsicht untersuchen; es zeigte sich, dass der Primitivstreifen im Hühnerkeime excentrisch an der Peripherie des Fruchthofes in Form einer Verdickung des Randwulstes beginnt; am ausgebreiteten Keime liegt die Verdickung an dem hinteren Umfange der Area pellucida unbebrüteter Keimscheiben und besitzt (Fig. 77) eine sichelförmige Ge-

stalt (Sichelhorn) mit einer Verdickung am oberen Ende (Sichelknopf), von der aus die Bildung des Primitivstreifens beginnt und sich allmälig gegen das Centrum der Keimscheibe hin entwickelt. Häufig ist an der Sichel eine kleine Furche (Sichelrinne) zu bemerken, welche sich späterhin in die Primitivrinne umbildet (Fig. 78).

Fig. 77. Fig. 78.

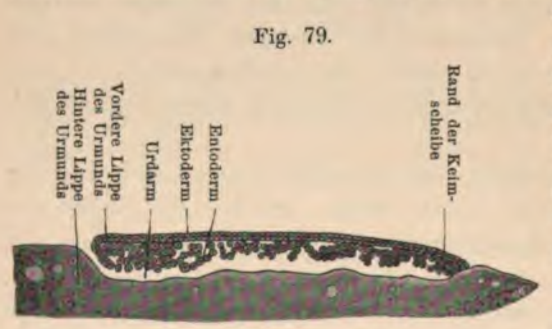


Keimscheibe eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung, nach *Koller*.

Bebrütete Keimscheibe eines Hühnereies, nach *Koller*.

An Schnitten durch den Sichelknopf zeigt der Rand des Schwanzendes eine Vertiefung, welche als Gastrula beim Hühnerei zu betrachten ist und nach aussen an der Sichel mit einer Oeffnung mündet. Die Furchungshöhle ist ungemein klein und wird im Hühnerkeime von den Furchungselementen umgeben, welche peripherwärts kleiner, in der Tiefe aber grösser sind. Die eine Wand der Gastrula wird auf dem Durchschnitte von der bereits gefurchten Keimmasse und die andere Wand der Gastrula von dem tieferen, theils ungefurchten, theils im Beginne der Furchung stehenden Theile des Keimes (weisser Dotter) gebildet (Fig. 79). Die Furchungshöhle wird fast vollständig verdrängt, und die Stelle der Sichelrinne entspricht dem Urmund. Es scheint also auch hier die Entstehung des äusseren und des inneren Keimblattes auf dem Wege der Faltenbildung zu

Fig. 79.



Längsschnitt durch die Keimscheibe eines befruchteten unbebrüteten Nachtigalleies, nach *Duval*.

erfolgen; diese beiden Keimblätter gehen am Rande des Keimes in einander über; aus ihnen entsteht dann das mittlere Keimblatt. Die Faltenbildung ist aber nicht so deutlich ausgeprägt, wie wir es bei einigen wirbellosen Thieren und bei einigen niederen Wirbelthieren sehen können.

Die Keimblattbildung bei den Reptilien.

Die Untersuchungen von *Balfour*, *Kupffer*, *Benecke*, *Parker*, *Strahl* u. A. haben eine Uebereinstimmung der Keimblattbildung bei den Reptilien mit der Keimblattbildung bei den Vögeln ergeben. Die Furchung des Reptilieneies ist, wie schon früher erwähnt, partiell; man findet nach Ablauf der Furchung zwei Schichten: eine oberflächlichere und eine tiefere Schichte. Am hinteren Ende des Eies erscheint, ähnlich wie bei den Vögeln, ein Urmund, von welchem aus sich der Primitivstreifen anlegt.

Durchschnitte durch den hinteren Abschnitt des Primitivstreifens bei Lacerta muralis ergeben ähnliche Verhältnisse, wie wir sie an Hühnerembryonen bei der Bildung des Primitivstreifens beobachten können. Auch hier findet man am hintersten Ende des Primitivstreifens die drei Keimblätter mit einander vereinigt; in ganz entsprechender Weise vollzieht sich die Bildung der Chorda dorsalis.

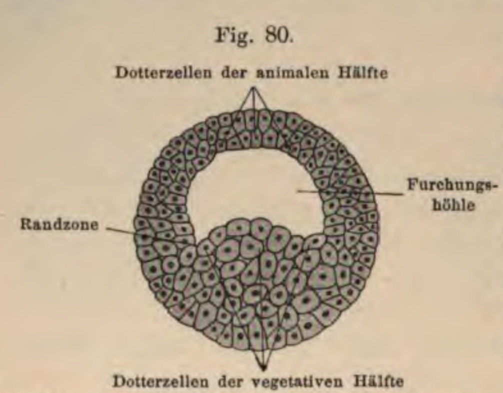
Die Sichelrinne, welche als Ausdruck des Einstülpungsprocesses aufgefasst werden kann, liegt ebenso, wie bei den Vögeln, nicht am Rande der Keimscheibe, sondern in einiger Entfernung von dem Rande, so dass die vor ihr entstehende Primitivrinne nicht randständig, wie bei den Amphibien und Fischen, sondern mittelständig liegt.

Die Keimblattbildung bei den Amphibien.

Das Ei der Amphibien zählt bekanntlich zu jenen Eiern, welche eine inäquale Furchung durchmachen. Es entsteht deshalb eine Blastula mit excentrisch liegender Furchungshöhle (Blastocoel) und mit dünner animaler und bedeutend verdickter, dotterreicher vegetativer Hälfte; die Uebergangsstelle zwischen den kleinen rundlichen Zellen der animalen und den grossen polygonalen Zellen der vegetativen Hälfte wird nach *Goette* als Randzone bezeichnet. Gewöhnlich liegt die Höhle in der oberen Hälfte des Eies, von einer Schichte Zellen bedeckt und mit einer grösseren Menge

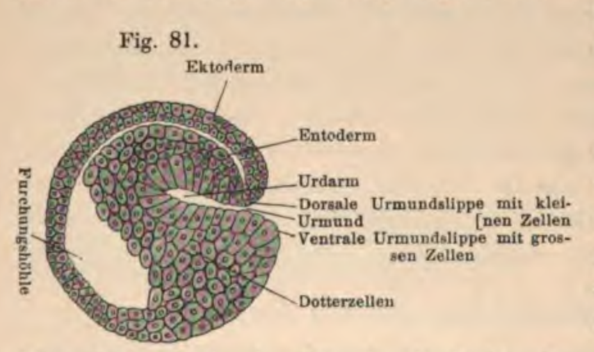
von Furchungskugeln an ihrem Boden (Fig. 80). Anfangs zeigt die ganze untere Hälfte des Eies eine schwächere Pigmentierung als die obere Hälfte; der lichtere Theil wird mehr eingeengt, bis er ein rundes, weisses Feld auf schwarzem Boden darstellt. Die Invagination erfolgt nicht concentrisch, sondern geht von der einen Seite des Aequators der Keimblase aus und schreitet nach der entgegengesetzten Seite des Aequators fort. Der zuerst eingestülpte Theil ist bedeutend dünner und dotterärmer, während der zuletzt eingestülpte Theil des Entoderms aus einer geschichteten Masse grosser, dotterreicher Zellen besteht (Fig. 81). Ursprünglich hat sich an der dorsalen Seite in der Nähe des Aequators eine halbmondförmige Rinne gebildet (Sichelrinne), welche den Eingang in die Invaginationsgastrula bildet und sich zu einer kreisförmigen Falte entwickelt (*Rusconi*scher After); man findet hier eine kleine Oeffnung des Urdarmes (Fig. 82) und hinter ihm einen Pfropf (Fig. 83) von grossen, dotterreichen Entodermzellen (Dotterpfropf).

Fig. 80.



Keimblase von Triton taeniatus, nach *O. Hertwig*.

Fig. 81.

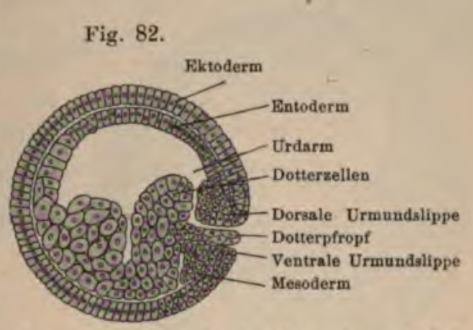


Längsschnitt durch ein Tritonei mit beginnender Gastrulaeinstülpung, nach *O. Hertwig*.

Die Reihenfolge der Durchschnitte von Eiern, welche sich im Stadium der Keimblattbildung befinden (Frosch- und Kröteneier, die in Chromsäure fixiert wurden), lehrt, dass sich Zellen aus dem Boden der

Furchungshöhle gegen die Decke hin vorschieben (*Stricker*). Vom *Rusconi*'schen Felde aus, wo der Anus des künftigen Thieres zu suchen ist, erstreckt sich gleichfalls eine Spalte in die an die Decke hinangewanderte Zellenmasse; dieser Spalt erweitert sich allmälig, verdrängt die Furchungshöhle und stellt die bleibende Darmanlage des Thieres dar (Fig. 84). Die um den Darmcanal liegenden Zellenlagen sind die zu Keimblättern geordneten Furchungselemente. *Stricker* hat bereits 1861 auf diese Art der Zellenwanderung die Aufmerksamkeit gelenkt. Die Lagerung des Eies ändert sich nun, indem der anfangs nach unten gelagerte orale Pol nach hinten zu liegen kommt und der aborale Pol das vordere Ende des Eies bildet.

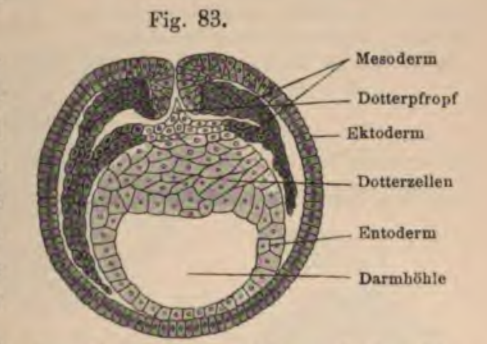
Fig. 82.



Längsschnitt durch ein Tritonei nach Vollendung der Gastrulation, nach *O. Hertwig*.

Am unteren Pol der Batrachiereier liegt eine Oeffnung, welche einem U r m u n d gleichkommt; die Bildung des mittleren Keimblattes dürfte wahrscheinlich bei dem Batrachierei von dem Urmunde ausgehen. Am Triton hat *Hertwig* nachzuweisen gesucht, dass die Bildung des mittleren Keimblattes vom Urmunde (Fig. 85) ausgeht und dass die Bildung der Chorda und des Entoderms durch einen Einstülpungsprocess erfolgt. Die dorsale Urmundslippe ist aus kleineren, die ventrale aus grösseren Zellen zusammengesetzt.

Fig. 83.



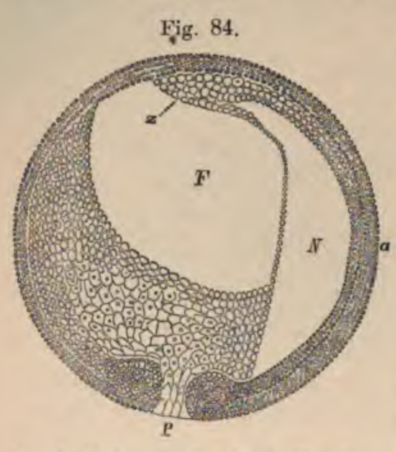
Querschnitt durch den Urmund eines Eies von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne, nach *O. Hertwig*.

Es ist hier bezüglich der Entstehung der Leibeswand hervorzuheben, dass bei den Batrachiern die ausgestülpte Zellenmasse der Leibeswand theils von Anfang an eine Höhlung zeigt, theils derselben

ermangelt, je nachdem die beiden Blätter der Leibeshöhle an einander liegen oder von einander abgehoben sind.

Durchschnitte von Eiern der Amphibien nach Abschluss der Keimblattbildung zeigen an der ventralen Chordafläche eine Rinne, die man als Chordarinne bezeichnet (Fig. 86).

Fig. 84.



Durchschnitt durch ein in Furchung begriffenes Ei von Bufo cinereus, nach *Stricker*. *F* Furchungshöhle; *N* Nahrungshöhle (Darmhöhle); *P* Blastoporus; *a* Zellen des äusseren Keimblattes; *z* Zellen aus dem Drüsenkeim, welche an die Decke der Furchungshöhle hinanstreben.

Die Keimblattbildung bei den Fischen.

Bei den Fischen beobachten wir in der Entwicklung, um deren Studium sich *Kowalewsky, Owsjannikoff, Salensky, A. Müller, M. S. Schultze, Calberla* verdient machten, dass sich die Keimblattbildung im Ganzen in ähnlicher Weise vollzieht, wie bei den bisher beschriebenen Thierclassen. Bei Lepidosteus aber, einem zu den Ganoideen gehörenden Fische, ist die Furchung zwar vollständig, nähert sich aber dem meroblastischen Typus; am animalen Pol schreitet die Furchung rasch vorwärts, während sich am vegetativen Pol eine verlangsamte und geringe Furchung zeigt; der vegetative Pol wird zum grössten Theile in den grossen Dottersack einbezogen.

Fig. 85.



Ansicht eines Tritoneies, 53 Stunden nach der Befruchtung, vom Urmund aus, nach *O. Hertwig*.

Bei den übrigen Ganoideen ist der Furchungsprocess meroblastisch. Nach Beendigung der Furchung ordnen sich die Zellen in zwei Schichten, in das äussere und das innere Keimblatt; das Entoderm besteht aus zahlreichen Dotterzellen. Am

oralen Pol erfolgt eine asymmetrische Einstülpung, welche gegen die Furchungshöhle hin reicht. Anfangs ragt die Einstülpung tiefer gegen die Zellenmasse und bildet nur einen Schlitz, der sich allmälig zum erweiterten Darm umgestaltet. Jene Stelle, an der die Ein-

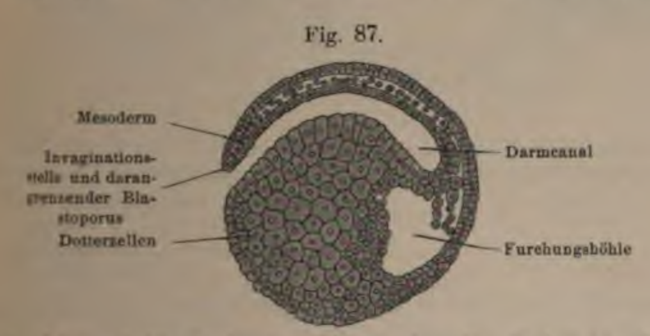
Fig. 86.



Querschnitt durch das Ei eines Triton, nach *O. Hertwig*.

stülpung stattfand (**Blastoporus**), verengt sich nach und nach; die Vorgänge nähern sich mehr dem Befunde am Batrachierei;

Fig. 87.



Verticaler Längsschnitt durch einen 136 Stunden alten Embryo von Petromyzon Planeri, nach *Balfour*.

vom Blastoporus aus vermittelt das Entoderm die Bildung des mittleren Keimblattes.

Bei den Cyclostomen ist der Furchungsprocess total und inäqual und ähnelt dadurch dem Furchungsprocess bei dem Froschei. Nachdem sich die asymmetrisch gelagerte Blastula ausgebildet (Fig. 87), erfolgt eine asymmetrische Einstülpung am aboralen Pol, welche die Anlage des Darmcanales darstellt und durch ihre Erweiterung die

Furchungshöhle zum Schwinden bringt. Während der Ausbildung der Blastula verkleinern sich einige Zellen zu beiden Seiten des Entoderms und stellen die Elemente des mittleren Keimblattes dar; sie liegen dicht aneinander, ohne den Spalt der Leibeshöhle zu zeigen. Die Chordazellen hängen anfangs gleichfalls mit dem Entoderm zusammen; nachdem sich die kleineren Elemente des Mesoderms deutlich abgegrenzt haben, ist auch die Chorda deutlich isoliert zu beobachten. Auch hier entwickelt sich also das mittlere Keimblatt

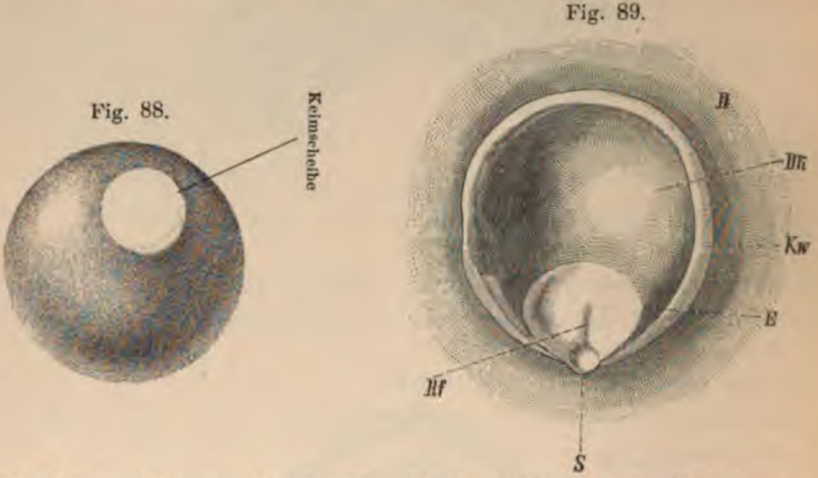


Fig. 88.

Oberflächenansicht eines Forelleneies von 2 Tagen.

Fig. 89.

Flächenansicht eines Forellenkeimes von 20 Tagen, nach *Oellacher*. *D* Dottermasse; *Dk* Decke der Keimhöhle; *Kw* Keimwulst; *E* Embryonalschild; *Rf* Anlage des Nervensystems; *S* Schwanzknospe.

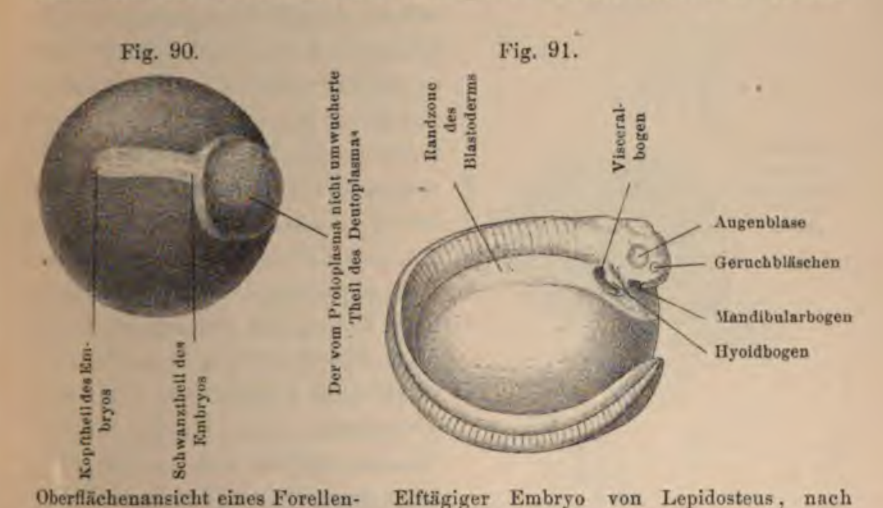
in ähnlicher Weise, wie wir es oben geschildert haben; die Leibeshöhle ist aber nicht gleich zu Anfang ausgebildet.

Bei den Selachiern und Teleostiern ist der Furchungsprocess ein discoidaler, und die Invagination der Gastrula erfolgt excentrisch.

Vom Blastoporus aus entsteht durch die Gastrulaeinstülpung Ektoderm und Entoderm; durch Einstülpung vom Entoderm her kommt es dann zur Bildung jener Zellschichten, welche die Leibeshöhle begrenzen und die ersten Elemente für das Mesoderm enthalten. Der Keim besitzt in dieser Form zwei primäre Keimblätter, welche in der Gastrula enthalten sind, und zwei secundäre Keimblätter, welche nach der Gastrulation auftreten; die weiteren Veränderungen

dieser Anlage werden ihre Beschreibung bei der Darstellung der Bildungsvorgänge in den einzelnen Keimblättern finden.

Der Keim der Teleostier zeigt sich nach Beendigung der Furchung dem freien Auge als eine deutlich begrenzte Masse (Fig. 88), die sich allmälig auf der Oberfläche des Eies ausbreitet, wobei ihr Dickendurchmesser abnimmt. Am Rande des gefurchten Keimes liegt eine umschriebene Verdickung (Fig. 89), an der die Keimblattbildung beginnt, und unter dem Keime entsteht eine Furchungshöhle. An der Oberfläche der Keimmasse isoliert sich eine Zellen-



Oberflächenansicht eines Forelleneies vom 22. Tage.

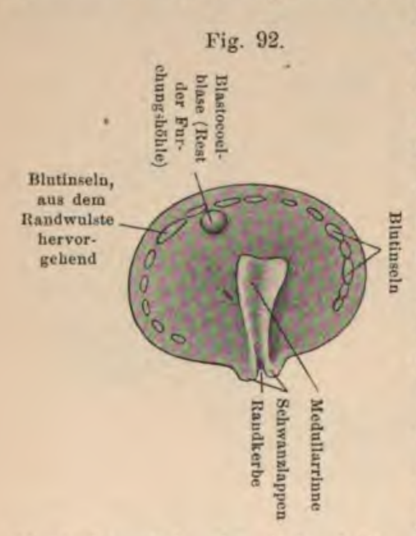
Elftägiger Embryo von Lepidosteus, nach *Balfour-Parker*.

lage als Ektoderm und theilt sich bald in zwei Schichten. Die untere Schichte ist viel dicker und geht am Rande der Keimanlage in die obere Schichte über; sie enthält die Elemente des inneren Keimblattes. In der Tiefe am Nahrungsdotter liegt eine körnige Protoplasmamasse, in der verschiedene Stadien karyokinetischer Kernformationen lagern. Aus dieser grobzelligen Masse bilden sich dann die Elemente für das Mesoderm; der Randtheil überwächst allmälig den Dotter, so dass der Embryo in Form eines Streifens (Fig. 90) auf der Oberfläche des Eies sichtbar wird, was bei dem Ei der Salmoniden besonders deutlich ist. Endlich umwächst der Embryo ganz den Dotter, so dass der Dotter als Anhang des Embryos erscheint (Fig. 91) Nach *Rienek* läuft der Keim dort, wo er

an der Peripherie dem Dotter aufliegt, in zwei Strahlen aus, deren oberer die centrale Decke der Dotterhöhle, deren unterer der aus grossen Zellen bestehende Boden der Furchungshöhle ist.

Bei den Elasmobranchiern ist die Keimmasse an dem einen Ende dicker als an dem anderen; die oberste Schichte ist das Ektoderm mit cylindrischen Zellen, die untere Schichte stellt das Entoderm dar. Bald kommt am Rande ein Hohlraum zum Vorschein, welcher der Furchungshöhle entspricht. Bei der Vergrösserung des Keimes wird der Dickendurchmesser des Keimes geringer. Die Zellen der Oberfläche lassen sich in die tieferen Zellen der unteren Schichte hinein verfolgen und nehmen eine Cylinderform an; sie stellen das Entoderm dar, welches somit in das Ektoderm übergeht. An der Uebergangsstelle liegt der Blastoporus (Sichelrinne). In dem Masse, als das innere Keimblatt allmälig gegen das Centrum des Keimes vorschreitet, bilden sich gleichzeitig vom Rande her die Mesodermzellen aus und verkleinern dadurch die Furchungshöhle; inzwischen breitet sich die Keimmasse über die Oberfläche aus. Die Lage des Embryos kennzeichnet sich bald durch das Auftreten eines schildförmigen Bezirkes, der sich vom Rande nach innen erstreckt; man spricht deshalb vom Embryonalschild als der ersten Anlage des Embryos. Am hinteren Rande der Keimscheibe ist der Embryonalschild eingebuchtet (Randkerbe nach *Rabl* oder Incisur nach *His*). Während der Bildung der Gastrula wird die Furchungshöhle niedriger; doch behält sie an einer Stelle, welche nahe an dem vorderen Rande der Keimscheibe liegt, eine relativ beträchtliche Höhe und wölbt hier das Ektoderm blasenartig vor; dieser Rest der Furchungshöhle bleibt ziemlich lange bestehen und enthält einige grosse, dotterreiche Zellen; nach *A. Schultz* und nach *E.* und *F. Ziegler* bezeichnet man ihn als Blastocoelblase (Fig. 92).

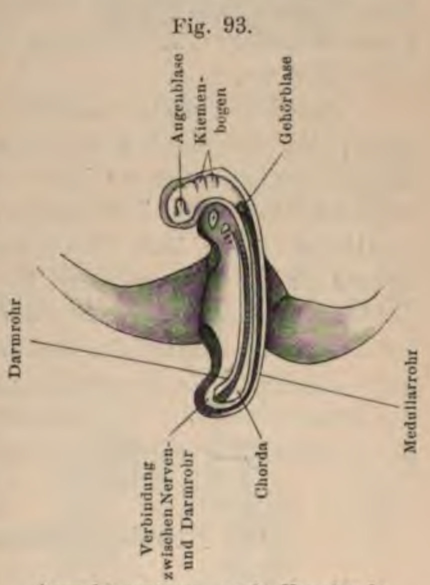
Fig. 92.



Oberflächenansicht der Keimscheibe eines Embryos von Torpedo ocellata, nach *H. E.* und *F. Ziegler*.

Aus allen bisher geschilderten Vorgängen geht hervor, dass sich bei den verschiedenen Classen der Wirbelthiere, von denen wir jene Typen, bei denen die Keimblattbildung studiert wurde, herausgehoben haben, das Mesoderm, also jene Gebilde, welche das *Remak*sche motorisch-germinative Blatt ausmachen, aus dem Entoderm entwickelt. Es handelt sich hier nur um die ersten Anlagen des Embryonalkörpers, aus denen die ursprünglichen Gebilde des geschichteten Keimes hervorgehen. Wenn wir von der Furchung ausgehen, so können wir mit Sicherheit annehmen, dass sämmtliche Elemente der einzelnen Keimblätter aus jenen Zellen stammen, welche Producte des Furchungsprocesses sind. Da die späteren Entwicklungsphasen zeigen, dass die Elemente der Gastrula bei ihren Veränderungen in erster Linie Epithelialformationen darstellen, so ist anzunehmen, dass die Epithelzelle als Grundlage für die verschiedenen anderen Gewebe dient. Bei vielen Wirbelthieren besteht das Ektoderm schon von Anfang an aus zwei gesonderten Zellenlagen, deren obere Lage als Epithelschichte, deren tiefere Lage als Nervenschichte zu bezeichnen ist. Wir finden solche Vorgänge bei den Batrachiern, bei den Salmoniden, bei Lepidosteus etc.

Fig. 93.



Acanthiasembryo, nach *Kowalewsky*.

Dadurch, dass das Ektoderm in das Entoderm übergeht und dass sich, wie wir später sehen werden, auf der Oberfläche des Embryos das Nervensystem in Form einer Furche anlegt, kann man von der Oberfläche des Embryos, genauer gesagt, von der Furche des Nervensystems, direct gegen den Blastoporus und damit in den Darmcanal des Embryos gelangen. Diese Verbindung zwischen dem Schwanzende des Nervensystems und der Ausmündung des Hohlraumes der Blastula (Fig. 93) persistiert auch, nachdem das Nerven-

system zu einem Canale abgeschlossen ist, und führt den Namen Canalis neuroentericus.

Die Chorda dorsalis, welche gleichzeitig mit der Mesodermausbildung bei Beginn der Entwicklung der Keimblätter am Rande des Keimes auftritt, stellt bald einen länglichen Strang von Zellen vor, der unterhalb des Nervensystems gelagert ist; anfangs lässt sich ventralwärts eine Furche erkennen, die sich nach Abgrenzung der Chorda zu einem Canale umgestaltet; dementsprechend spricht man anfangs von einer Chordarinne und später von einer Chordahöhle, die aber nicht in allen Fällen gleich ausgebildet ist.

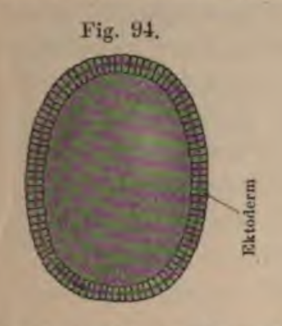
Die Chorda reicht vom Schwanzende bis zur Stelle der künftigen Hypophyse und endet hier in Form einer Anschwellung (Chordaknopf). Einige Zellen an ihrer Oberfläche gruppieren sich zu einer zusammenhängenden, isolierten Schichte, welche den Namen Chordahäutchen führt; ihre Dicke ist am Schwanztheile des Embryos grösser als am vorderen Ende. In späterer Zeit erleiden die Elemente der Chorda eine Veränderung, durch welche sie einer rückgängigen Metamorphose anheimfällt. Rudimente der Chorda lassen sich noch nach Abschluss der Entwicklung nachweisen. Bei der Schilderung der Entwicklung der Wirbelsäule werden wir noch genauer auf diese Verhältnisse zurückkommen.

Die Keimblattbildung beim Amphioxus.

Um das Studium der Amphioxusentwicklung haben sich besonders *Kowalewsky*, *Hatschek*, *Wilson* und *Lwow* Verdienste erworben. Nach diesen Untersuchungen schwindet im Blastulastadium die kugelförmige Gestalt der Furchungsstücke, und die Zellen ordnen sich nach Art eines Epithels an (Fig. 94); die einzelnen Zellen werden durchsichtiger, wahrscheinlich in Folge einer theilweisen Auflösung der Dotterkörnchen. Das Ei verliert nun seine runde Gestalt und wird oval, es lösen sich Zellen vom Blastoderm ab und wandern in die Furchungshöhle ein, wo sie sich theils an der Absonderung einer die Furchungshöhle ausfüllenden Gallerte, theils an der Bildung des Skelets betheiligen. Die eine Wand des Ovals wird ganz flach und stülpt sich allmälig zur Gastrula ein (Fig. 95), bis die Furchungshöhle ganz geschwunden ist und die beiden Wan-

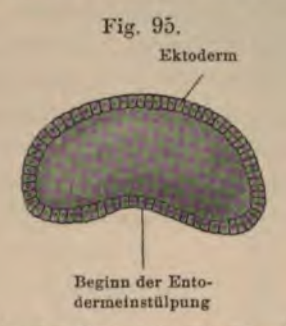
dungen dicht aneinander liegen. Die Zellen der inneren Schichte sind grösser, enthalten eine viel bedeutendere Zahl von Dotterkörnchen und erscheinen dunkler als die Zellen der äusseren Schichte.

Fig. 94.



Blastulastadium des Amphioxus lanceolatus, nach *Kowalewsky*.

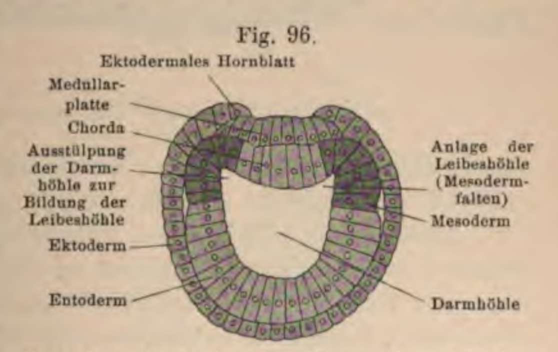
Fig. 95.



Beginn der Gastrulation bei Amphioxus lanceolatus, 5 Stunden nach dem Auswerfen des Eies, nach *Kowalewsky*.

In den Zellen beider Schichten findet man deutliche Kerne, und zwar immer näher der freien Fläche der Zellen; in den Zellen der äusseren Schichte liegt der Kern dem äusseren Rand der Zelle näher, in den Zellen der inneren Schichte aber der Einstülpungshöhle zu. Nun bedeckt sich auch die äussere Oberfläche mit Flimmerhaaren, und der Embryo beginnt in der Eihaut zu rotieren. Dann durchbricht der

Fig. 96.

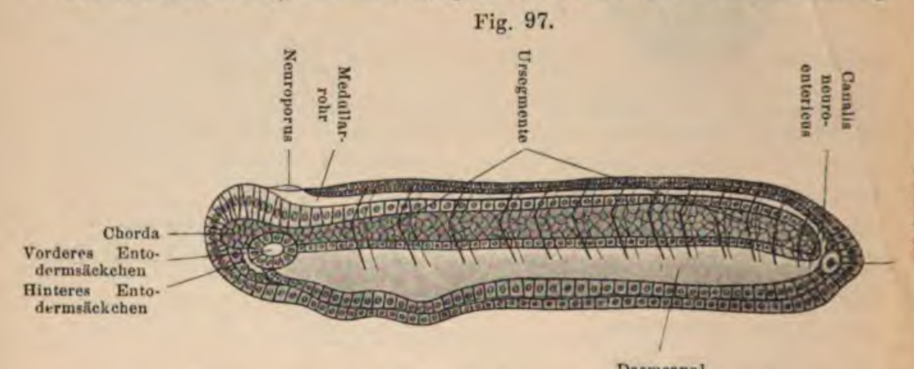


Querschnitt durch einen Amphioxusembryo (mit dem ersten Ursegmente), nach *B. Hatschek*.

Embryo die Eihaut und unterliegt nun einer Gestaltsveränderung; er zieht sich in die Länge und erhält eine asymmetrische Gestalt, wobei der Blastoporus auf die Dorsalseite des Embryos hinüberrückt und sich allmälig verengert; an ihm befinden sich zwei grössere, symmetrisch zur Medianlinie gelegene Entodermzellen, welche nach *Hatschek* als Polzellen bezeichnet und mit der Entwicklung des Mesoderms in Verbindung gebracht werden. Die

Dorsalfläche des Embryos flacht sich ab und bildet die Medullarplatte (Fig. 96). Dadurch, dass sich die Medullarplatte in der Mitte einsenkt und sich die seitlich gelegenen Ektodermtheile (ektodermales Hornblatt) hinüberschieben, entsteht eine Rinne (Medullarrinne). Zuerst verschmelzen die Ektodermtheile unmittelbar über dem Blastoporus, und von da erstreckt sich ihre Vereinigungslinie nach vorne. Dadurch entsteht ein Rohr, an dessen Boden sich hinten der Blastoporus öffnet und so eine Communication zwischen dem Medullarrohre und dem Darmrohre darstellt (Canalis neuroentericus), die sich lange Zeit erhält. Die weite Mündung

Fig. 97.



Amphioxusembryo mit 13 Ursegmenten, nach *Hatschek*.

des Medullarrohres nach vorne, welche sich später allmälig verengt, wird als Neuroporus bezeichnet (Fig. 97).

Durch die Entwicklung des Medullarrohres kommt es zur Ausstülpung zweier seitlicher Divertikel aus der Darmhöhle (Mesodermfalten), welche bis zu den beiden Polzellen ziehen und sich vom Entoderm abschnüren. Durch eine Faltung des zwischen den Mesodermfalten befindlichen Entodermantheiles entsteht weiterhin die Chorda dorsalis, deren Zellen anfänglich kleine, stark lichtbrechende Körnchen zeigen, aus denen späterhin grössere unregelmässige Elemente hervorgehen.

Die Keimblattbildung bei den Wirbellosen.

Die Untersuchungen der Keimblattbildung bei den Wirbellosen, welche sich zum grossen Theile an die Namen *Kowalewsky*, *Metschnikoff*, *Salensky*, *Hertwig* und *Balfour* knüpfen, haben die Entwicklung unserer heutigen Anschauungen über die Bildung des Mesoderms angebahnt.

Einige tiefstehende Wirbellose, wie die Dicyemiden und die Orthonectiden, zeigen sich im erwachsenen Zustande auf einer frühen Embryonalstufe stehen geblieben; bei ihrer Entwicklung wird eine Zelle von den anderen Furchungszellen umwachsen und eingeschlossen; man fasst die eingeschlossene Zelle als Entodermzelle, die umgebenden Zellen als Ektoderm auf; aus der Entodermzelle entwickeln sich die Geschlechtszellen und bei den Orthonectiden ausserdem eine dünne Muskelschichte (Fig. 98).

Fig. 98.

Ektodermzelle

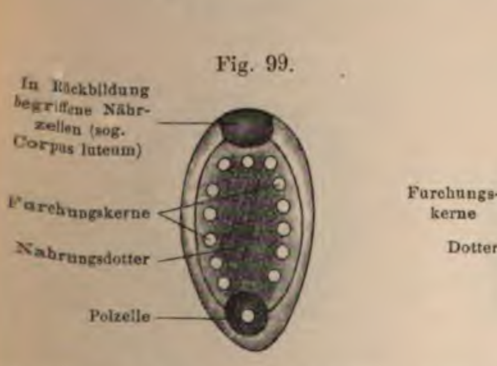
Entodermzelle

Kern der Entodermzelle

Embryo von Dicyema typus, nach *E. van Beneden*.

Bei den Wirbellosen zeigt sich im Allgemeinen, dass das Mesoderm auf eine dreifache Weise entstehen kann; bei dem einen am meisten verbreiteten Typus treten sehr frühzeitig am Urmunde grosse, paarige, die eine rechts, die andere links zwei von der Medianebene liegende Zellen auf (Urmesodermzellen), die in die primäre Leibeshöhle hineinwandern und durch Zellvermehrung sowohl Mesenchymzellen abgeben als auch die Mutterzellen für die Entwicklung zweier band-

Fig. 99.



Polzellenstadium der Embryonalentwicklung von Cecidomyia, nach *Metschnikoff*.

Fig. 100.

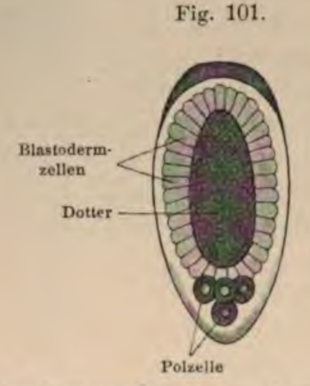


Zweipolzellenstadium der parthenogenetischen Entwicklung der Cecidomyialarve, nach *Metschnikoff*.

förmiger Zellenmassen (Mesodermstreifen) darstellen, die sich durch Aushöhlung in die paarigen Coelomsäcke verwandeln; bei den Anneliden entsteht auf diese Weise eine Anzahl hinter einander liegender

Paare. Eine ähnliche Einwanderung von frühzeitig differenzierten Zellen zwischen die Zellen des primären Keimblattes sehen wir bei

Fig. 101.



Vierpolzellenstadium der parthenogenetischen Entwicklung der Cecidomyialarve, nach *Metschnikoff.*

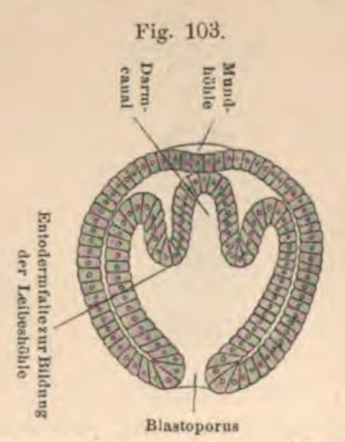
Fig. 102.



Genitalanlage der Cecidomyialarve, nach *Metschnikoff.*

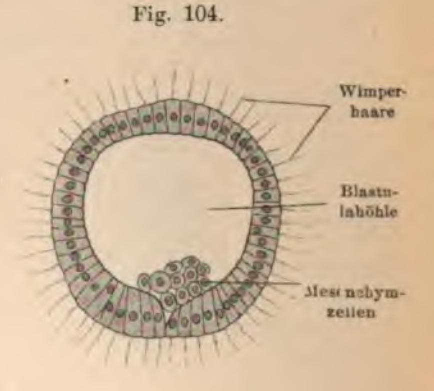
der Bildung der Genitalzellen der Cecidomyialarven (Fig. 99—102). Man bezeichnet jetzt die frühzeitig differenzierten Zellen als Telo-

Fig. 103.



Gastrulastadium von Sagitta (Chaetognathen), nach *Kowalewsky.*

Fig. 104.

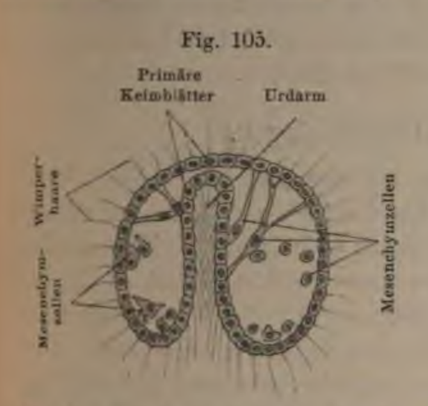


Blastulastadium von Strongylocentrotus lividus (Echinodermen), nach *Selenka.*

blasten. — Bei dem zweiten Typus, der bei den Chaetognathen und Brachiopoden zu beobachten ist, schnüren sich vom Urdarm (Fig. 103) paarige, sackförmige Divertikel ab, welche als selbständige Coelom-

säcke die mesodermalen Gewebe abgeben (Urdarmdivertikel). — Beim dritten Typus wandern frühzeitig zahlreiche amöboide Zellen in das Blastocoel ein (Fig. 104) und bilden ein Gewebe aus sternförmigen Zellen mit gallertiger Zwischensubstanz (Mesenchym); diese Form findet sich bei den Nemertinen und den Echinodermen (Fig. 105); dadurch dass die Zellen des Mesenchyms auseinander weichen, können sich Lacunen bilden, zu grösseren Räumen zusammenfliessen und eine Art Leibeshöhle (Pseudocoel) darstellen. Zum Unterschiede von diesem durch regellose Auswanderung von Zellen entstehenden Mesenchym bezeichnet man die epithelialen

Fig. 105.



Gastrulastadium[1]) von Toxopneustes brevispinosus (Echinodermen), nach *Selenka*.

Fig. 106.



Gastrulastadium von Lucifer (Crustaceen), nach *Brooks*.

Lamellen, welche vom Urdarm oder vom Rand des Blastoporus ausgestülpt werden, als Mesoblast; bei Spongien, Coelenteraten und Platyhelminthen tritt nur Mesenchym auf, bei den Chaetognathen, wie bei Sagitta, kommt fast nur das Mesoblast vor, indem hier das Mesenchym rudimentär ist; bei den meisten Thieren aber findet man das Mesenchym neben dem Mesoblast, indem hier zuerst Mesenchymzellen in die Furchungshöhle einwandern und sich später ein Mesoblast ausbildet. Die mit einem Mesoblast versehenen Thiere gehören zu den Enterocoeliern, die blos ein Mesenchym entwickelnden zu den Pseudocoeliern; zu den ersteren rechnet man die Chaetognathen, Brachiopoden, Echinodermen, Nematoden,

[1]) In diesem und dem darauffolgenden Stadium sind häufig nadelförmige Krystalle anorganischer Natur zu finden.

Anneliden und Arthropoden; zu den letzteren die Plattwürmer, die Räderthiere und Moosthiere, sowie die Mollusken.

Bei den Sommereiern der Daphnien sondern sich die Furchungszellen nach und nach vollständig vom centralen Nahrungsdotter ab, der einer Resorption unterliegt; bevor der Nahrungsdotter ganz resorbiert ist, stülpt sich das Blastoderm ein und bildet das Entoderm (*Grobben*). Zwischen dem Ektoderm und dem Entoderm lagert hier Nahrungsdotter in der Furchungshöhle; etwas Aehnliches scheint bei einigen Decapoden, wie bei Penaeus und bei Lucifer (*Brooks*) vorzuliegen (Fig. 106). Bei den Insecten und bei vielen Crustaceen sind schon vor der Gastrulation Zellen im Dotter zu finden, welche bei der Resorption des Dotters eine Rolle spielen und sich auch an der Bildung des Entoderms betheiligen dürften.

Allgemeine Organanlagen.

Das gesammte vorhandene Bildungsmateriale ordnet sich bei der Anlage der Keimblätter in Abschnitte, deren jeder das Material für eine bestimmte Reihe von Organen enthält. Anfänglich entspricht die Entwicklung des betreffenden Organes dem Entwicklungsgange jenes Keimblattes, aus dem es hervorgeht. Bei der weiteren Entwicklung greifen aber die aneinander liegenden Keimblätter derart ineinander über, dass nur ausnahmsweise, wie etwa bei den Horngebilden, die ganze Organanlage einem einzigen Keimblatte zuzurechnen ist. Schon die ersten Formen nach Abschluss des Furchungsprocesses und bei Ausbildung der Keimblätter weisen auf mannigfache Verschiedenheiten hin, die sich auf die äussere Form der Thiere beziehen. Bei den Anlagen der einzelnen Organe zeigen sich in gleicher Weise die Verschiedenheiten in der individuellen Ausgestaltung, wenn auch im Wesentlichen der Entwicklungsplan nicht geändert ist. Im Grossen und Ganzen sind aber die Anlagen in den einzelnen Keimblättern bei den verschiedenen Thierclassen einander ausserordentlich ähnlich.

In dem Ektoderm finden wir die Anlage für das Nervensystem, sowohl für dessen centralen, als auch dessen peripheren Theil, sowie für die Ganglien des Cerebrospinalsystems und des Sympathicus, ferner die Anlage für die Horngebilde; die zu den Horngebilden (Zähne, Nägel, Haare, Klauen) werdenden Elemente trennen sich bald von der Anlage für den centralen Theil des Nerven-

systems ab. Die Verbindungsstränge zwischen dem Centralnervensystem, den cerebrospinalen und den sympathischen Ganglien gehen, soweit sie rein nervöser Natur sind, gleichfalls aus den Elementen des Ektoderms hervor.

Sämmtliche Schichten der Retina, das Stratum pigmentosum der Chorioidea, die Linsenfasern, das innere Epithel der Linsenkapsel und das Epithel der Cornea stammen ebenfalls aus dem äusseren Keimblatte. Ebenso haben die epithelialen und nervösen Elemente des Labyrinths, die äussere Epithelschichte des Trommelfells, die nervösen Elemente in der Regio olfactoria, die als Schmeckbecher bezeichneten Nervenendigungen an der Zunge, die Nervenendigungen an der Oberfläche der Haut und der Schleimhäute, ferner die secernierenden Elemente der Drüsen in der Mund- und Nasenhöhle und auf der ganzen Hautoberfläche, die secernierenden Elemente der Speicheldrüsen und das Epithel der Speicheldrüsenausführungsgänge ihre Grundlage in den Elementen des Ektoderms. Zu den aus dem Ektoderm stammenden Geweben gehören noch die Epidermis und die *Malpighi*'sche Schichte, sowie bei den Amnioten das Epithel an der inneren Oberfläche des Amnions. Das Ektoderm liefert auch die Auskleidung des vordersten und des hintersten Theiles des Darmcanales.

Aus dem Mesoderm geht die Hauptmasse der verschiedensten Gewebe des Körpers hervor. Die Gebilde des Mesoderms beginnen erst an Masse bedeutend zuzunehmen, wenn die Anlagen im Embryo so weit vorgeschritten sind, dass die verschiedenen Höhlen im Wirbelthiere deutlich angelegt erscheinen. Die dieses Blatt bildenden Elemente greifen zum guten Theil in die Weiterbildung der Anlagen aus den beiden anderen Keimblättern ein; dadurch, dass die mesodermalen Gebilde gleichzeitig mit denen des Ektoderms und Entoderms jene Veränderungen durchmachen, welche zur Bildung von Körperformen führen, scheinen sie auch in hohem Grade die Entstehung der Formen im Ektoderm und Entoderm zu beeinflussen. Dieser Einfluss der Mesodermelemente soll bei der Besprechung der Anlagen der einzelnen Organe genauer geschildert werden.

Aus dem mittleren Keimblatte gehen sämmtliche Bindesubstanzen hervor, das Bindegewebe, die elastischen Fasern, der Knorpel, die Knochensubstanz, welche alle einer gemeinschaftlichen Zellenmasse angehören und sich erst später durch die Entwicklungsvor-

gänge differenzieren. Aus den mesodermalen Elementen entstehen sowohl die quergestreiften, als auch die spindelförmigen Muskelfasern; ihr Zusammenhang mit den bindegewebigen Elementen ist von vorneherein durch die Entwicklung gegeben. Das Gefässsystem, das Herz, die Arterien und Venen, die Capillaren und die Lymphgefässe nehmen gleichfalls aus dem mittleren Keimblatte ihren Ursprung. Die in den Blutbahnen und Lymphwegen enthaltenen auskleidenden Endothelzellen, sowie die Endothelien des Peritoneums, der Pleura und des Pericards, sowie aller anderen serösen Membranen stammen gleichfalls aus dem Mesoderm. Das Mesoderm liefert auch die Anlage des Urogenitalsystems; seine epithelialen Gebilde stammen aus den die Leibeshöhle begrenzenden Zellen, während die bindegewebige und die musculäre Partie aus Zellen entstehen, welche sich aus dem Mesoderm entwickeln. Auch an sämmtlichen Anhangsgebilden des Darmes, der Darmdrüsen und an der Ausbildung der Haut haben die mesodermalen Elemente einen ziemlichen Antheil; der äussere Epithelüberzug des Amnions, die zwischen den äusseren und den inneren Epithellagen des Amnions liegenden Elemente, ferner die Elemente der Dotterblase, des Amnions und des Chorions bis auf die aus dem Entoderm stammenden inneren auskleidenden Zellen der Allantois und der Dotterblase sind ebenfalls mesodermalen Ursprungs.

Die Zellen des Entoderms sind von Anfang an in ihrem Längsdurchmesser höher als die Zellen der beiden anderen Keimblätter. Dies gilt besonders für die niederen Thiere; bei den höheren Thieren tritt die Cylinderform nicht allerorts deutlich auf; nur jener Theil des Entoderms, welcher zur Auskleidung des Darmes bestimmt ist, zeigt ausschliesslich cylinderförmige Zellen; an den anderen Theilen des Entoderms finden sich auch plattenförmige Zellen.

Aus dem Entoderm leiten wir das Epithel des ganzen Verdauungstractes ab, bis auf den Abschnitt der Mund- und Rachenhöhle und bis auf den hintersten Theil des Darmcanales (Stomodaeum und Proctodaeum), deren Epithelzellen ektodermale Producte sind. Das Epithel der Luftwege, von der Luftröhre angefangen bis zu den kleinsten Lungenbläschen, welche sich als Seitenäste des Darmcanales entwickeln, das Epithel in der Gallenblase und den Gallengängen der Leber, das Epithel der Pankreasgänge, die Enchymzellen des Pankreas und der Leber, ferner alle Drüsen, welche in den Darm

einmünden, die Epithelauskleidung der verschiedenen Anhänge des Darmes (fingerförmige Drüse, Appendices epiploicae), die Chorda dorsalis, die innere Auskleidung der Dotterblase, des Dotterganges und der Allantois sind entodermalen Ursprungs.

Uebersicht über die Anlagen aus den Keimblättern.

Ektodermale Anlagen:

Centralnervensystem, Cerebrospinalganglien, Sympathicusganglien;

Retina, Stratum pigmentosum chorioideae, Linsenfasern und inneres Linsenkapselepithel, Epithel der Cornea;

Labyrinthepithel, äusseres Epithel des Trommelfells;

Nervöse Elemente der Regio olfactoria; Schmeckbecher;

Horngebilde (Zähne, Nägel, Haare, Klauen), Zellen der Epidermis und des Rete Malpighii und Nervenendigungen in der Haut und in den Schleimhäuten;

Drüsenepithelien und Epithel der Drüsenausführungsgänge;

Epithel der Mund- und Rachenhöhle, sowie des hintersten Darmabschnittes;

Epithel an der inneren Amnionfläche.

Mesodermale Anlagen:

Bindegewebe, elastische Fasern, Knorpel, Knochen; Musculatur;

Herz und Gefässe; Urogenitalsystem;

Endothelzellen der Gefässe und der serösen Häute;

Epithel an der äusseren Amnionfläche;

Zellen der Dotterblase und der Eihäute.

Entodermale Anlagen:

Chorda dorsalis;

Epithel des Verdauungstractes, den vordersten und den hintersten Abschnitt ausgenommen;

Epithel des Respirationstractes, von der Luftröhre angefangen;

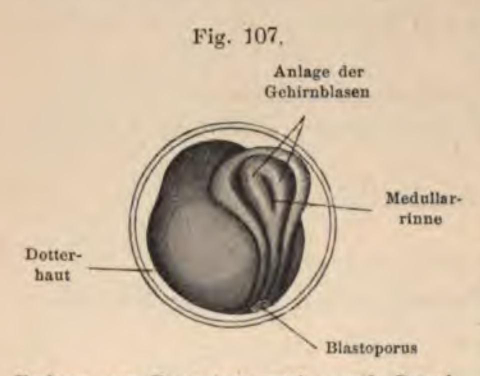
Epithel der Gallenblase, der Gallengänge in der Leber und der Pankreasgänge; Enchymzellen der Leber und des Pankreas;

Epithel der Darmanhänge; innere Auskleidung der Dotterblase, des Dotterganges und der Allantois.

Gestaltveränderungen des Embryos.

Während der Entwicklungsvorgänge, welche zur Ausbildung der Keimblätter und der Organanlage führen, zeigen sich auch äusserlich an dem Embryonalleibe Formveränderungen, welche sich in erster Linie dadurch kundgeben, dass die anfangs vorliegende Kreisform nicht beibehalten wird und die Elemente nicht von einem central liegenden Punkte in radiärer Richtung auslaufen; sondern es findet eine Verschiebung der Elemente statt, vermöge welcher sie sich mehr nach einer mit der Verbindungslinie von Kopf und Schwanz parallel ziehenden Achse anordnen; der Embryo geht aus seiner Rundform in eine längliche Form über, und die in ihm angelegten Hohlräume nehmen eine mehr oder weniger spaltartige Gestalt an.

Fig. 107.

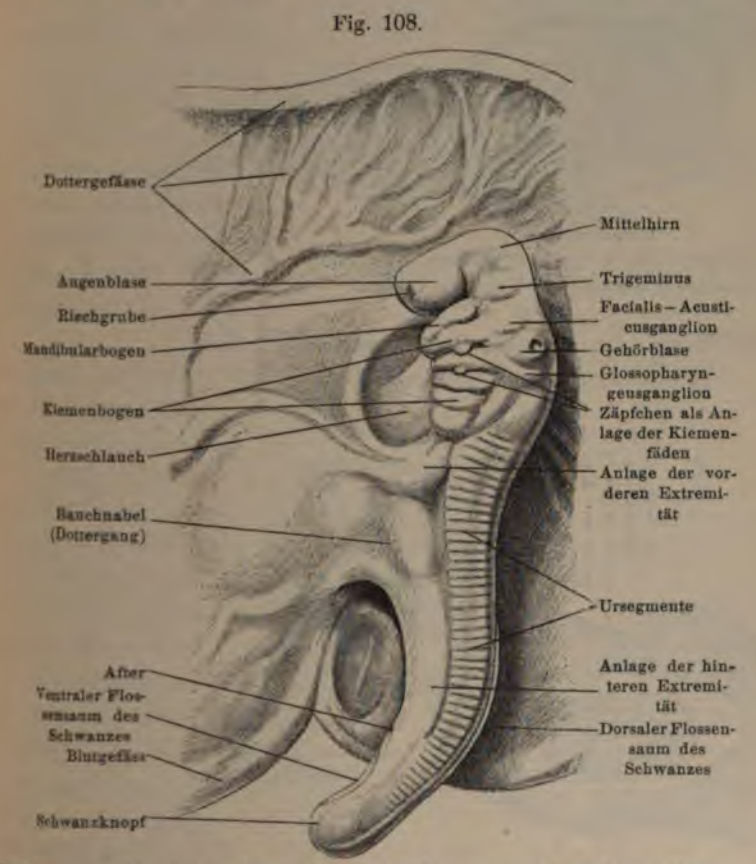


Embryo von Rana temporaria, nach *Remak*.

Die symmetrische Anlage einer rechten und linken Hälfte bereitet sich schon mit dem Beginne der ersten Furche vor; dafür haben die Versuche von *Roux* u. s. w., welche wir schon früher erwähnten, Beweise geliefert. Wenn einmal der Embryo in seiner Entwicklung so weit vorgerückt ist, dass die Keimblätter angelegt sind, so lässt die Stellung des Urmundes leicht das Vorne und Hinten erkennen. Bei einigen Wirbelthierembryonen lässt sich weiters die Bauchfläche von der Rückenfläche dadurch unterscheiden, dass die Anlage des Rückenmarks die dorsale Fläche und eine grössere Anhäufung von Dotterzellen die Bauchfläche bezeichnen.

Bei vielen Wirbelthieren, wie den Batrachiern, Ganoiden und Cyclostomen, finden wir an der Bauchfläche des langgestreckten Embryos eine durch die Ansammlung von Dotterzellen bedingte convexe Vorragung (Fig. 107). Auch bei den Teleostiern, welche einen grösseren

Fig. 108.

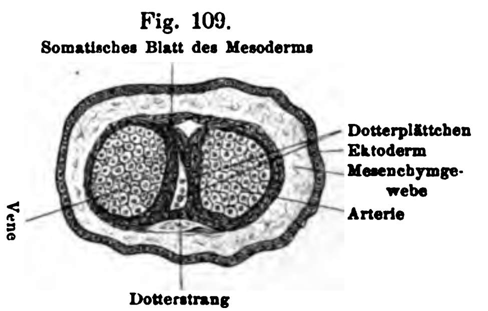


Oberflächenansicht eines 6·5 *mm* langen Embryos von Torpedo ocellata, nach *H. E.* und *F. Ziegler.*

Vorrath an Deutoplasma besitzen, zeigt die Bauchfläche des langgestreckten Embryos eine starke Prominenz; anfangs ist die Vorragung durch einen weiteren offenen Gang mit dem Embryo in Verbindung, so dass man bei einigen Fischen auf einer grösseren Masse von Nahrungsdotter den Embryo nach Art einer planconvexen Linse liegen sieht; erst bis sich der Gang verschmälert und der Embryo weiter wächst, wird das

Verhältnis des Embryos zu dem ihm anhängenden Dotter an der Bauchfläche umgekehrt. Der Gang, durch welchen der Embryo mit seinem Nahrungssacke in Verbindung steht, wird als **Dottergang**, der Dottergang mit der ihn umgebenden Wandung als **Dotterstrang** bezeichnet. Bei den Selachiern verengert sich der Dottergang und man sieht bei entwickelteren Embryonen das Nahrungsmaterial durch ein strangartiges Gebilde an der Bauchfläche hängen (Fig. 108).

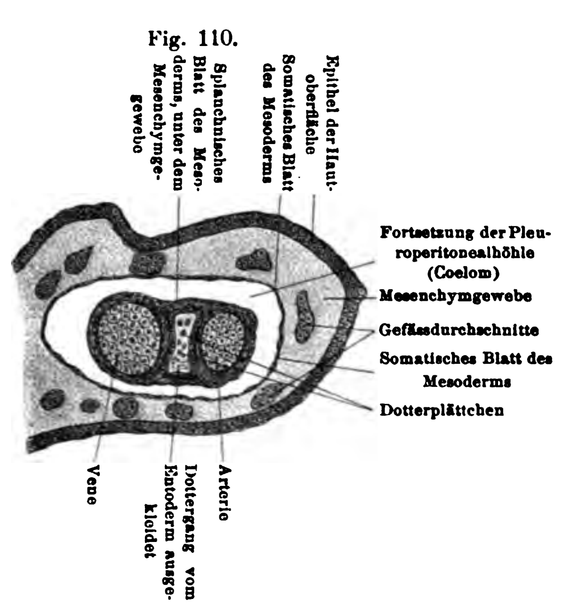
Fig. 109.



Querschnitt durch den Dotterstrang eines 3·5 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris.

Der Dotterstrang und die Dotterblase enthalten sämmtliche Schichten der Keimanlage; im Dotterstrang findet sich bei den Selachiern nebst den Schichten der Keimanlage auch durch längere Zeit eine Fortsetzung des Coelomhohlraums; es setzt sich auch das Darmrohr in den Dotterstrang hinein fort und ist hier mit Dotterplättchen angefüllt. Bei Embryonen von Mustelus vulgaris sieht man an Querschnitten durch den Dotterstrang sämmtliche Schichten des Embryos. Im splanchnischen Blatte, welches dem Entoderm anliegt, findet man constant zwei grössere mit Blutkörperchen

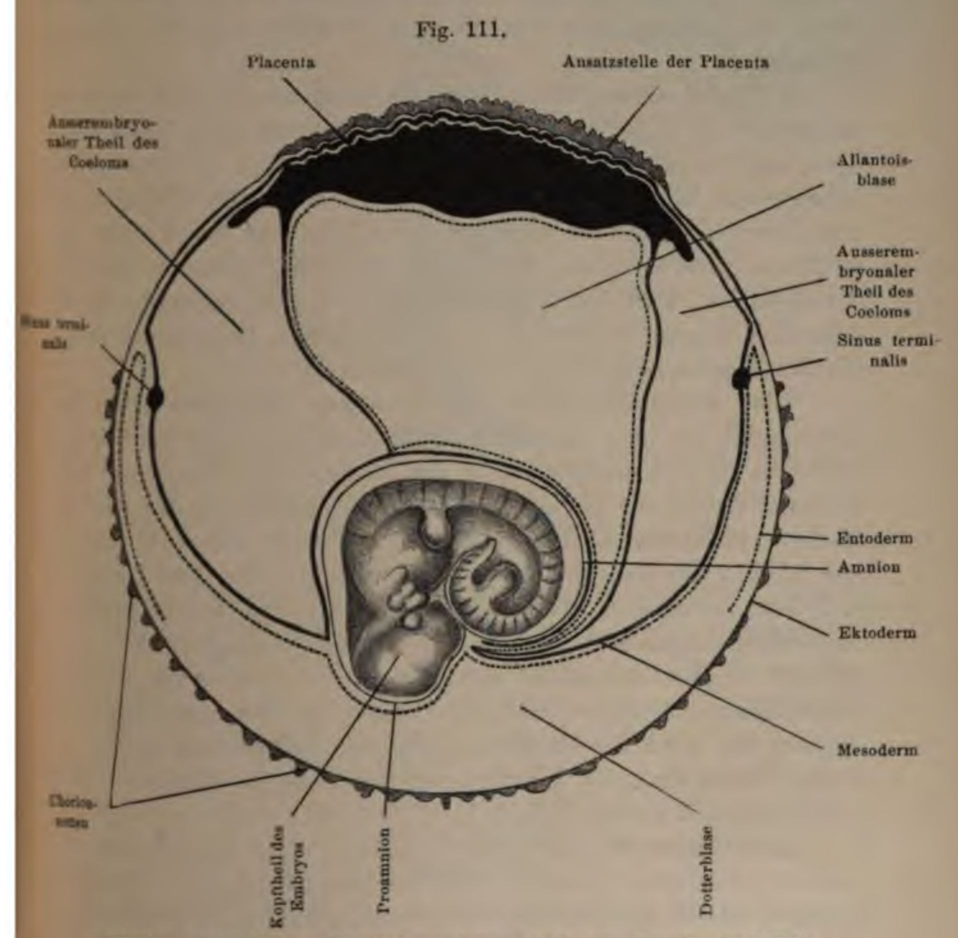
Fig. 110.



Querschnitt durch den Dotterstrang eines älteren Embryos von Mustelus vulgaris.

gefüllte Gefässe (Fig. 109). In der Fortsetzung der Leibeswand vorgerückter Stadien begegnet man mehreren in dem embryonalen Bindegewebe liegenden Gefässen, welche mit den Gefässen der

Fig. 111.



Eihüllen eines älteren Kaninchenembryos, nach *van Beneden* und *Julin*.

Leibeswand in Verbindung stehen. Die Coelomfortsetzung ist von Endothelien ausgekleidet; auf der Oberfläche des Dotterstranges liegt bei jüngeren Embryonen ein niedriges cubisches Epithel, bei älteren Embryonen ein geschichtetes Plattenepithel, das dem Epithel der übrigen Körperoberfläche ähnlich ist (Fig. 110).

Die Gefässe aus dem Dotterstrange setzen sich auf die Wandung der Dotterblase fort, sowohl die zwei grösseren Gefässe, welche längs des Dotterganges an der Wand des Darmcanales ziehen, als auch diejenigen, welche in der Leibeswand liegen; diese beiden Arten von Gefässen scheinen mit einander nicht in Communication zu stehen.

Nicht bei allen Thieren geht die Gesammtmasse, welche den Embryonalleib bildet, auf den Dottergang und die Dotterblase direct über, sondern man beobachtet, dass aus der Anlage des Embryonalleibes einige Hüllen hervorgehen, welche nur während der Dauer des Entwicklungslebens fortbestehen. Diese sind wohl von den Hüllen zu unterscheiden, welche, wie die Zona pellucida und wie die Eischalen, vom Mutterboden dem Ei als Schutzorgan für die erste Zeit beigegeben werden; letztere erhalten sich nur so lange, bis das Thier eine gewisse Grösse erreicht hat.

Eine dieser Hüllen ist das Amnion, eine Fortsetzung der Leibeswand in membranartiger Ausbreitung über den Rücken des Embryos. In der unteren Hälfte des Rückentheiles findet sich eine kleine Oeffnung, die gleichsam eine Zugangspforte zu der um den Embryo gebildeten Höhle darstellt. Die Falten, die sich anfangs zur Bildung des Amnions erheben, bestehen nur aus dem Ektoderm und dem somatischen Blatte des Mesoderms; erst später gelangen Mesenchymgebilde zwischen diese zwei Lamellen hinein und machen dadurch die Membran stärker und resistenter. Bei weiter vorgerückter Entwicklung vereinigen sich die Falten in der Umgebung des Nabels, und wenn die Darmwand und die Leibeswand vollständig abgeschlossen sind, ist der Sack um den Embryo ausgebildet und mit Flüssigkeit gefüllt (Fig. 111).

Alle Thiere, bei denen es zur Bildung eines Amnions kommt, werden Amnioten genannt, zum Unterschiede von den anderen Thieren, welche als Anamnier bezeichnet werden.

Am Kopfe und am Schwanze des Embryos bilden sich in früher Zeit zwei Krümmungen aus, die man Kopfkrümmung und Schwanzkrümmung nennt. Auch von der Seite her tritt eine ähnliche Krümmung (Fig. 112) auf, so dass die Seitenplatten gegen die centrale Fläche hin eingebogen sind (Seitenkrümmung). Der Kopf wächst bei den Anamniern frei nach vorne, bei den Amnioten befindet er sich innerhalb des Amnions; ähnliches geschieht am Schwanzende,

so dass der Embryo dadurch in die Länge gestreckt wird. Gleichzeitig nehmen auch die Mesenchymgebilde im Embryonalleibe bedeutender zu als in der Fortsetzung gegen die Dotterwand und

Fig. 112.



Menschlicher Embryo von 3·2 *mm* Länge, nach *His*.

gegen das Amnion; der linear gestreckte Embryonalleib erscheint deshalb dicker und undurchsichtiger als die beiden Fortsetzungen.

Fig. 113.

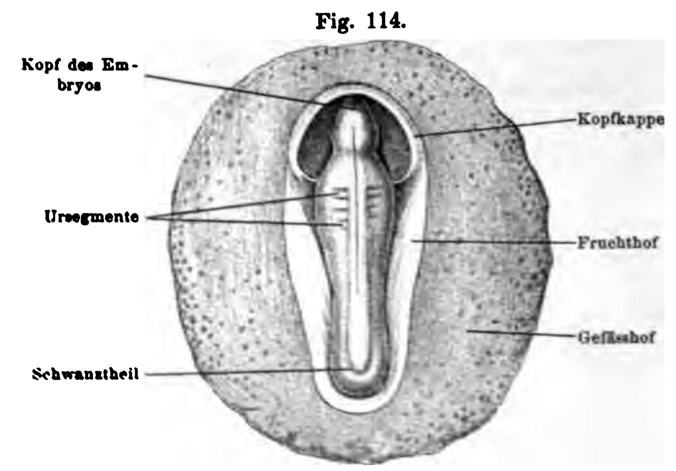


Oberflächenansicht eines nur wenig entwickelten Embryos von Emys europaea, nach *Rathke*.

Die Kopfkrümmung (Scheitelkrümmung) findet sich bei allen Wirbelthierembryonen. Die Krümmung nimmt allmälig in der Richtung gegen das Herz zu, so dass man bei Hühnerembryonen mit fertiger Kopfanlage das pulsierende Herz an die Vorderhirnblase anschlagen sieht.

Bei Hühnerembryonen kann man auch noch beobachten, dass der Kopf mit der linken Seite dem Dotter aufliegt; das Schwanzende behält aber seine Lage bei; dadurch entsteht eine Drehung in der Längsachse des Embryos. Nach *Minot* findet dieser Drehungsvorgang auch in geringerem Grade bei den placentaren Säugethieren, niemals aber bei den Fischen statt. Die zwischen dem Kopfe des Embryos und dem Dotter liegende Partie des Amnions wird eingefaltet, so dass der Kopf von dem Amnion wie von einer Kappe bedeckt ist; man bezeichnet die Falte demnach als Kopfkappe (Fig. 113);

Fig. 114.

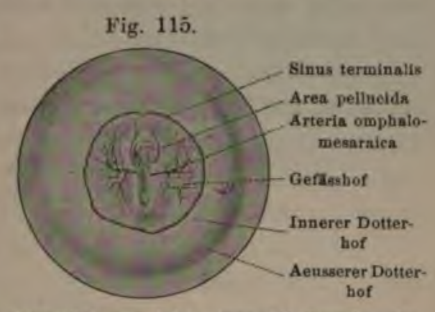


Oberflächenansicht eines Embryos von Emys europaea, nach *Rathke*.

ihre Bildung ist nach *Duval* anfangs nur ektodermal; erst später schiebt sich in diese Ektodermfalte eine Mesodermfalte ein, und die Kopfkappe erhält eine Coelomhöhlung. Bei Hühnerembryonen tritt die Kopfkappe bereits in der zweiten Hälfte des zweiten Tages auf; sie umhüllt den Kopf des Embryos, während der übrige Körper noch unbedeckt ist; allmälig wächst die Kopfkappe nach hinten und trifft mit einer am hinteren Ende des Embryos durch die Schwanzkrümmung entstandenen Falte, der Schwanzkappe, zusammen, welche erst am dritten Tage der Bebrütung auftritt und nach vorne wächst. Bei einem etwa 60 Stunden bebrüteten Hühnerei ist die vordere Hälfte des Embryos vollständig durch die Kopfkappe verhüllt, während die Schwanzkappe erst den hintersten Theil des Rumpfes bedeckt.

In der äusseren Form ist anfangs ein Amniotenembryo eine flach ausgebreitete Membran, welche nur einen geringen Theil des Urdarmes in die bleibende Darmhöhle einbezieht, der grösste Theil des Urdarmes gehört dem Dottersacke an. Ursprünglich stellt der eigentliche Darmabschnitt nur eine flache Ausbreitung dar; er ist von Endothelzellen ausgekleidet, die auf dem Durchschnitte in der Mitte flachspindelförmig, in der Peripherie cylindrisch erscheinen. Die Kerne der mittleren Zellen liegen in der Längsachse der Zellen als längliche Gebilde; in den seitlichen Zellen sind die Kerne rundlich, in frühen Stadien findet man in ihnen Mitosen.

Fig. 115.

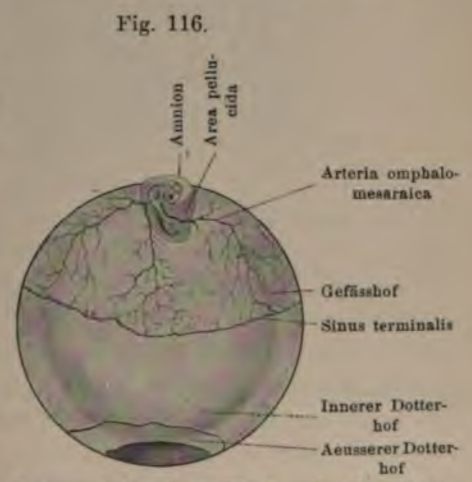


Oberflächenansicht eines 50 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach *Duval*.

Die mesodermalen Gebilde hängen im Primitivstreifen und in der Mitte mit einander zusammen; erst peripheriewärts vollzieht sich die Spaltung in ein somatisches und ein splanchnisches Blatt.

Bei weiterer Entwicklung des Amniotenembryos muss man Fruchthof und Gefässhof (Fig. 114) unterscheiden; es kommt die erste Circulation in Gang und es grenzt sich die Area vasculosa scharf mittelst des Sinus terminalis (Fig. 115) gegenüber der gefässlosen Umgebung, der Area vitellina (Dotterhof), ab. Das Gebiet der Area vasculosa vergrössert sich im Verlaufe der Entwicklung immer mehr; wir finden nun einen deutlich in die Länge gezogenen Embryo mit Kopf und Schwanzende, in ein Amnion (Fig. 116) eingehüllt, mit einem pulsierenden Herzen an der ven-

Fig. 116.

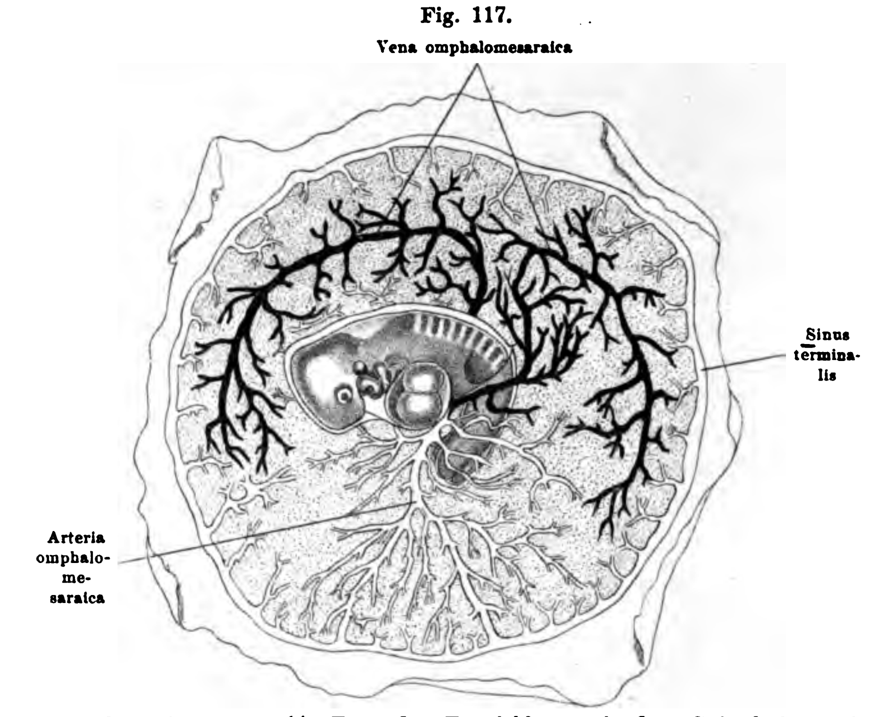


Seitenansicht eines 84 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach *Duval*.

tralen Seite; vom Herzen ziehen die Gefässe als Aorten zu den Kiemenbögen und in den Gefässhof bis an den Rand des Sinus terminalis, von dem aus die Venen das oxydierte Blut wieder ins Herz zurückführen (Fig. 117).

Wesentlich trägt zur Bildung der Embryonalform die bei den Amnioten am Schwanzende auftretende Allantois bei, welche sich

Fig. 117.



Kaninchenembryo vom 11. Tage der Entwicklung mit dem Gefässhofe, nach *van Beneden* und *Julin.*

bei Embryonen von Säugethieren und von Vögeln als ein kleines, mit dem Schwanzdarme durch einen Stiel in Verbindung stehendes Bläschen anlegt (Fig. 118).

Die Schwanzkrümmung ist ebenso wie die Kopfkrümmung ein charakteristisches Merkmal vieler Wirbelthierembryonen. Sie reicht aber nicht so weit gegen die Mitte des Embryos wie die Kopfkrümmung. Durch die Umbiegung der einzelnen Schichten der Keimblattanlage wird am Schwanzende ein Darmabschnitt gebildet

(Schwanzdarm), der sich als ein dorsal gelegenes, blindsackförmiges Rohr darstellt; seine tiefste Stelle liegt einer durch eine Amniosfalte bedingten Einbuchtung des Embryonalleibes gegenüber, so dass hier der ektodermale und der entodermale Theil der Keimanlage einander sehr nahe zu liegen kommen; durch den Schwund der zwischen ihnen liegenden Mesodermelemente rücken die beiden Buchten noch weiter aneinander, und es bleibt zwischen ihnen nur eine schmale Brücke übrig, nach deren Resorption die ektodermalen und die entodermalen Epithelgebilde aneinander liegen; der Durchbruch dieser beiden mit einander verklebten Schichten stellt den Anus dar.

His, v. Dobrynin und *Gasser* haben die erste Anlage der Allantois untersucht. *v. Dobrynin* beobachtete in einer unter meiner

Fig. 118.

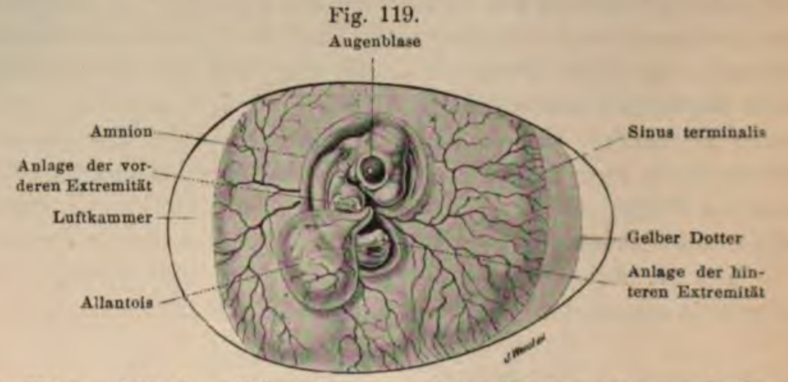


Oberflächenansicht eines 110 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach *Duval*.

Leitung ausgeführten Arbeit am Schwanzende des Hühnchenembryos am zweiten Tage der Bebrütung einen ventralwärts liegenden Wulst, welcher die Grenze des Darmes gegen das Schwanzende angibt. Hinter dem Wulste bildet sich eine kleine Falte, welche aus den Schichten der Darmwand besteht und die nahezu senkrecht zur Längsachse des Embryos gerichtet ist. Bei den späteren Bildungsvorgängen wird diese Falte in eine parallel mit der Längsachse des Darmes gelegene Ebene gebracht, so dass wir am Schwanzende zwei parallel neben einander liegende Röhrenschenkel finden, von denen der ventrale tiefer gegen das Schwanzende reicht und die Allantoisanlage darstellt; durch die weiteren Wachsthumsverhältnisse biegt er sich derart um, dass er mit seinem Grunde ventralwärts reicht und sich mit seiner Oeffnung dem Darme zuwendet.

An der Anlage der Allantois betheiligen sich Entoderm und Mesoderm; die Elemente des Entoderms bilden die innere Aus-

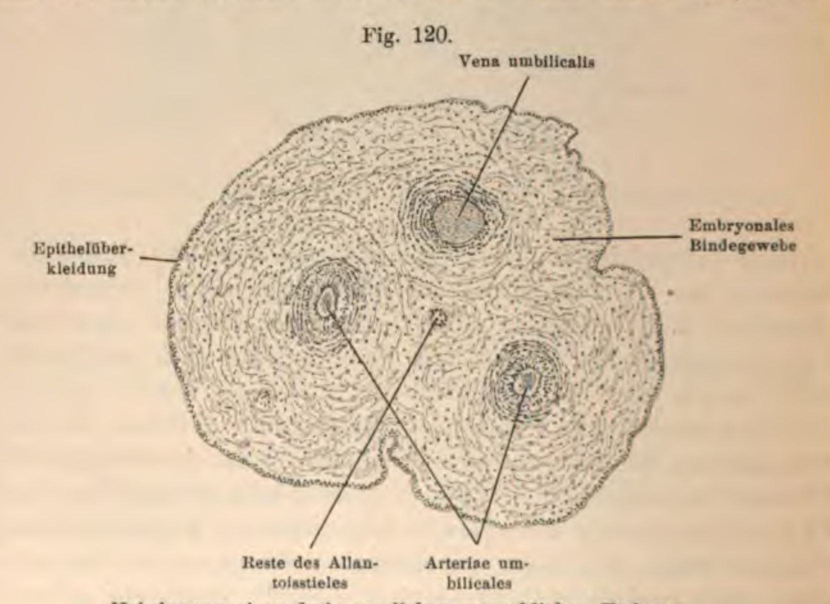
Fig. 119.



Oberflächenansicht eines Hühnereies am sechsten Bebrütungstage, nach *Duval.*

kleidung, während der äussere Ueberzug vom splanchnischen Blatte des Mesoderms gegeben wird. Zwischen diese beiden Lagen er-

Fig. 120.



Nabelstrang eines dreimonatlichen menschlichen Embryos.

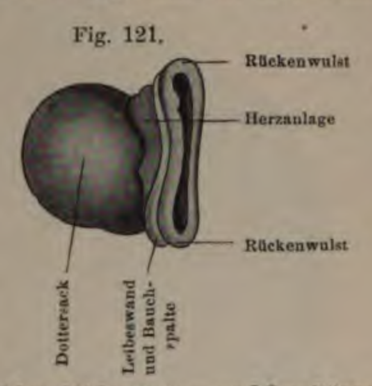
strecken sich jene Gebilde, welche man als Mesenchym bezeichnet. Diese mesodermalen Elemente, die im Zusammenhange mit den Zellen

der Ursegmentkerne stehen, sind bei Vögeln nicht so zahlreich vorhanden, wie wir sie bei den Säugethieren finden.

Die Allantoisblase dient zur Aufnahme der sogenannten Allantoisflüssigkeit, ist also als ein Harnsack aufzufassen; beim Hühnchen ist sie vom vierten Tage an (Fig. 119) mit freiem Auge zu sehen.

Bei menschlichen Embryonen erscheint die Allantois auf späteren Entwicklungsstufen als röhrenförmige Ausstülpung. Sie ist hier ein mit einer starken Epithelauskleidung versehenes entodermales Gebilde, das bis in den Nabelstrang hineinragt und bei dreimonatlichen Embryonen noch zu erkennen ist (Fig. 120). Wie *Kölliker* aufmerksam machte, sind noch bei der Geburt Allantoisreste im Nabelstrang in der Nähe der Leibeswand zu sehen. Mit der Entwicklung des Amnions und der Allantois hängt die Bildung des **Bauchstieles** zusammen, der den Embryo mit dem Chorion verbindet und später in den Nabelstrang übergeht.

Fig. 121.



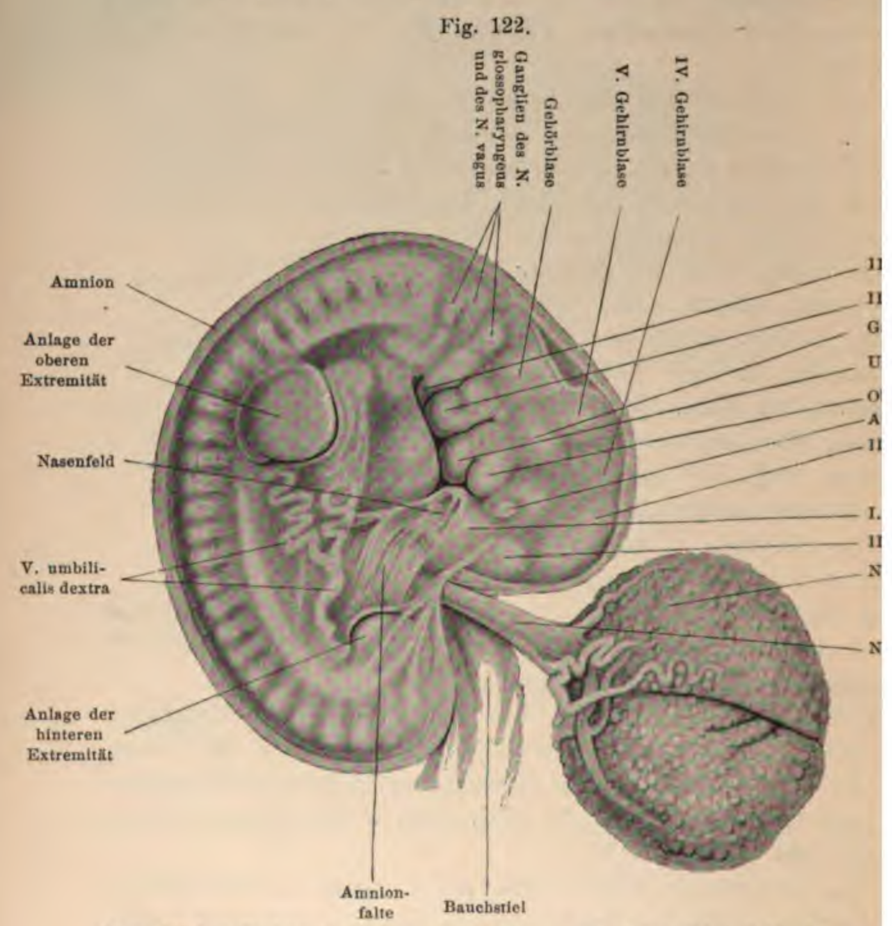
Menschlicher Embryo von 2·5 *mm* Länge; Durchmesser des Dottersackes 2·2 *mm*; nach *Thomson*.

Aus der bisherigen Schilderung ergibt sich, dass die äussere Form des **Amniotenembryos** von der embryonalen Form der **Anamnier** wesentlich verschieden ist; ebenso zeigen die **Allantoideen** mit der blasenförmigen Ausstülpung aus dem Schwanzdarme eine ganz andere Form als jene Individuen, welche dieses Anhangsgebilde nicht besitzen.

Da die Allantois, wie wir später sehen werden, bei der Bildung des Chorions in ein der Ernährung des Embryos dienendes Organ, in die **Placenta**, einbezogen wird, so erleidet auch die Form des Bauchtheiles dieser Individuen bedeutende Veränderungen. Wir finden entweder einen mit entodermalen Zellen gefüllten Dottersack oder einen Sack, welchem das Entoderm nur eine einschichtige Zellenauskleidung liefert; in beiden Fällen zeigt sich, dass die Keimanlage sich über den Bezirk der eigentlichen Embryonalanlage hinaus fortsetzt. An der Bauchseite des Embryos hängt der Dottersack mit den

Dottergefässen (Fig. 121). Bei den Embryonen, welche eine Allantois
sitzen, und bei solchen Embryonen, welche von einer Placenta
nährt werden, hängt neben dem Dottersacke noch ein zweites

Fig. 122.

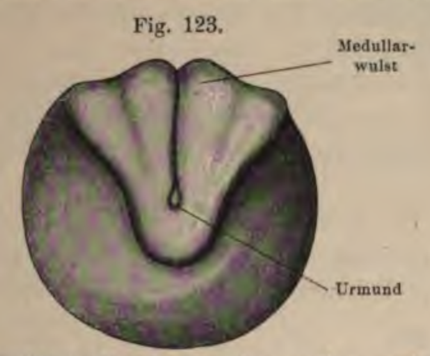


Menschlicher Embryo von etwa vier Wochen, von der rechten Seite her ges
nach *His*.

bilde an dem Darmtheile, welches erst nach dem Dottersacke
Ausbildung kommt und die Allantois darstellt. Wenn durch
Ausbildung des Chorions das Amnion von einer zweiten Hülle
geben wird, so wird die Dotterblase regress, und ihr verkümme
Rest ist noch bei der Geburt zwischen Chorion und Amnion

Nabelbläschen auffindbar. Bei jenen Thieren, welche Dotterblase und Allantois besitzen, entwickelt sich also kein Dotterstrang,

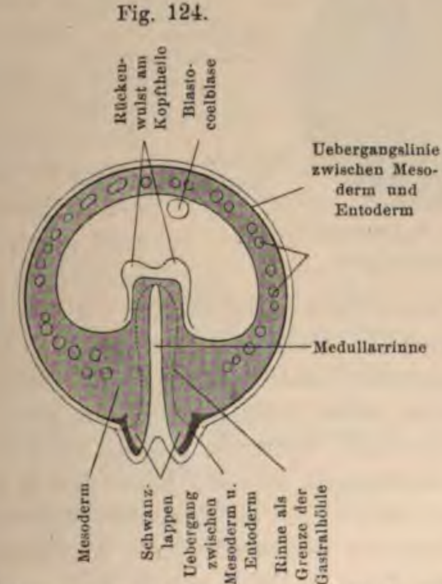
Fig. 123.



Embryo von Bombinator igneus, von oben gesehen, nach *Goette.*

sondern ein Nabelstrang, der einen Ueberzug von Seite des Amnions erhält, so dass die Leibeswand am Nabelstrange eine

Fig. 124.



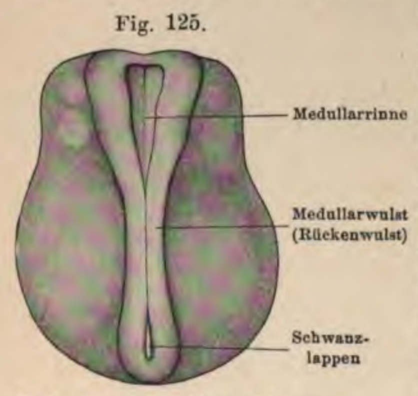
Grundriss einer Keimscheibe von Torpedo ocellata, nach *H. E.* und *F. Ziegler.*

Fortsetzung besitzt; doch wollen wir hier gleich bemerken, dass *His* und *Minot* die Ueberkleidung des Nabelstranges durch das Amnion in Abrede stellen.

In frühen Stadien des menschlichen Embryonallebens (Fig. 122) findet man aus der vorderen Leibeswand zwei Gebilde ausgehen, den Bauchstiel, welcher den Embryo mit dem Chorion verbindet, und den Nabelblasenstiel (Darmstiel), der den Embryo mit der Nabelblase in Verbindung setzt. Der Anfangstheil des Nabelblasenstiels liegt in einer auf der rechten Dorsalseite des Bauchstiels befindlichen Rinne; beide sind, wie *His* nachwies, Vorgebilde des Nabelstrangs.

Neben den Veränderungen, welche die Form des Embryos durch die Ausbildung der Eihüllen erfährt, müssen jene Veränderungen besprochen werden, die in dem verschiedenen Wachsthum seiner Theile begründet sind. Anfangs bildet der Embryo eine Erhebung an dem hinteren Rande der Keimscheibe; diese Erhebung (Embryonalschild) zeigt eine mediane Kerbe (Randkerbe), eine vom hinteren Rande der Keimscheibe beginnende und allmälig auslaufende flache Einsenkung, welche den ersten Anfang der Medullarrinne darstellt. Der Kopftheil des Embryos wächst immer weiter nach vorne, die Seitentheile der Medullarrinne springen als Rückenwülste (Medullarwülste) stärker vor und ragen nach hinten über die Contour der Keimscheibe hinaus (Fig. 123); diese hinteren Abschnitte der Rückenwülste bezeichnet man als Schwanzlappen (Fig. 124). Die Medullarrinne selbst verbreitert sich an ihrem hinteren Ende deltaförmig (Fig. 125). Späterhin hebt sich der Kopftheil des Embryos von der Keimscheibe ab und krümmt sich nach abwärts, die Medullarrinne vertieft sich, die Rückenwülste wachsen einander entgegen und verschmelzen miteinander; die Schwanzlappen gehen aus der horizontalen Lage in die verticale Lage über (Fig. 126) und vereinigen sich. An der Rückenfläche des nun langgestreckten Embryonalleibes treten die Ursegmente (Fig. 127) deutlich auf, und der Kopftheil lässt eine den Gehirnblasen entsprechende Gliederung erkennen (Fig. 128). An der Seitenfläche des vorderen Abschnittes

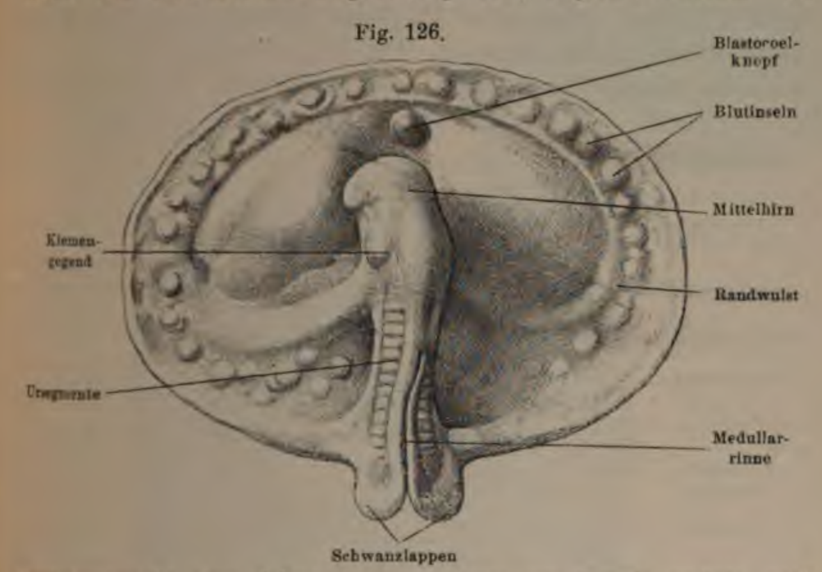
Fig. 125.



Embryo von Bombinator igneus, nach *Goette.*

des Embryonalleibes erscheinen tiefe Spalten (Kiemenspalten), welche von den Kiemenbögen (Fig. 129) begrenzt werden. An

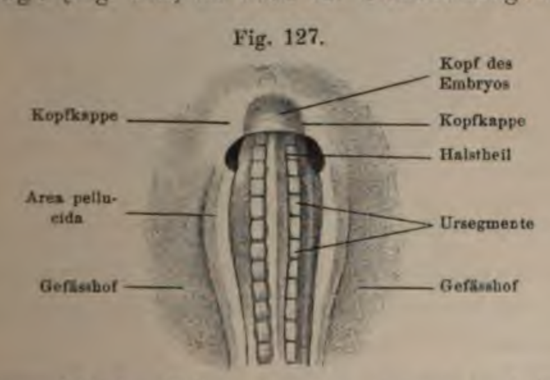
Fig. 126.



Oberflächenansicht eines 2·6 *mm* langen Embryos von Torpedo ocellata, nach *H. E.* und *F. Ziegler.*

dem Kopftheile lassen sich die Sinnesorgane unterscheiden, sowohl Augenanlage (Fig. 130) als auch die Gehöranlagen (Fig. 131).

Fig. 127.

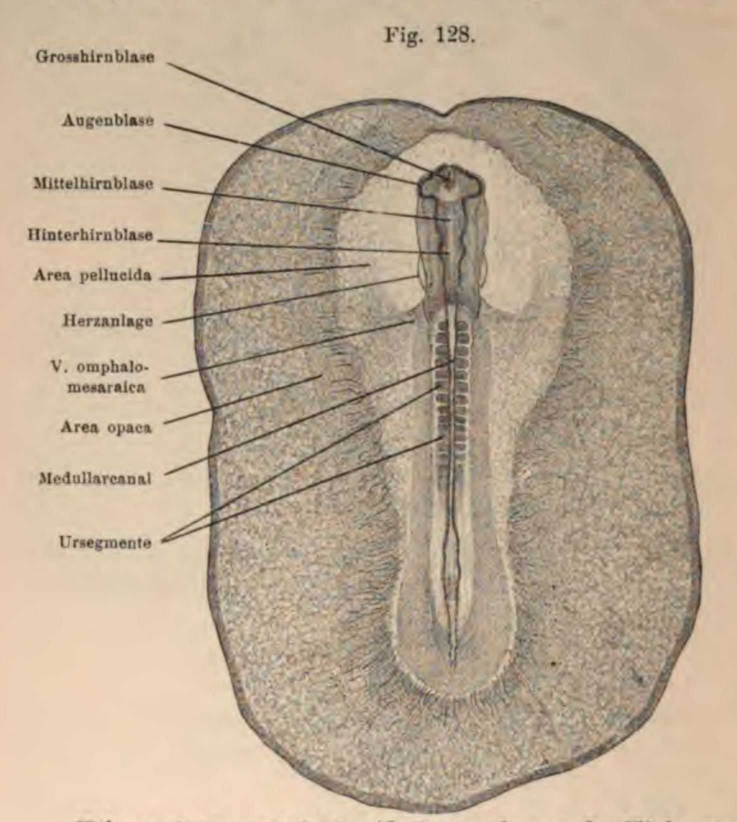


Rückenansicht eines Embryos von Emys europaea, nach *Rathke.*

Das Ektoderm erscheint an einigen Stellen des Kopfes vorgewölbt; diese Vorwölbung erfolgt durch die Ausbildung der grossen Ganglien. Die Ausbildung der Kiemenspalten und Kiemenbögen geht mit der

Anlage der **Mundbucht** einher, welche anfänglich eine längliche, dorsoventral verlaufende Spalte, später aber eine quere Spalte darstellt (Fig. 132). Im mittleren Abschnitte des Embryonalleibes bedingt die Entwicklung des **Herzens** (Fig. 133) eine ziemlich grosse Vorwölbung. Weitere Vorwölbungen im Rumpftheile werden durch die

Fig. 128.



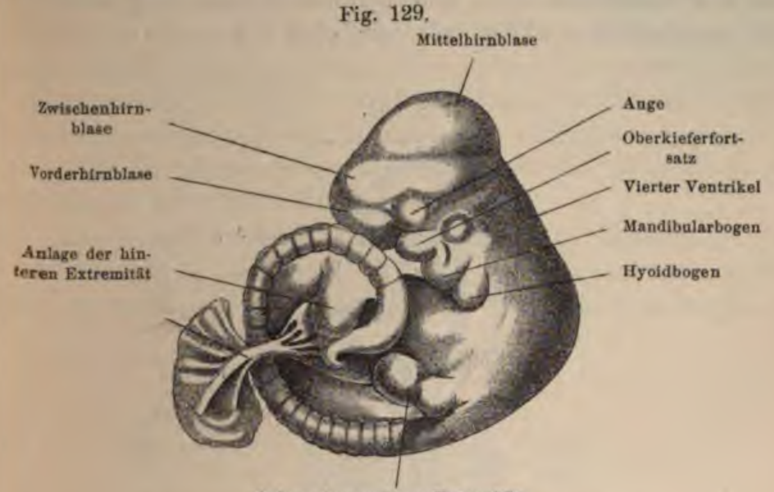
Hühnerembryo am Ende der 46. Brütstunde, von der Fläche gesehen.

Extremitätenanlagen (Fig. 134) veranlasst (**Extremitätenleiste**), welche sich an dem seitlichen Theile der Leibeswand unterhalb der Ursegmente befinden (Fig. 135).

Es soll hier bemerkt werden, dass sich im Gegensatze zu den Wirbelthierembryonen die wesentlicheren Entwicklungsvorgänge bei den Embryonen der Anneliden und Arthropoden nicht auf die Rückenseite, sondern auf die Bauchseite concentrieren; während bei Wirbelthierembryonen der Dottersack an der Bauchseite liegt, findet

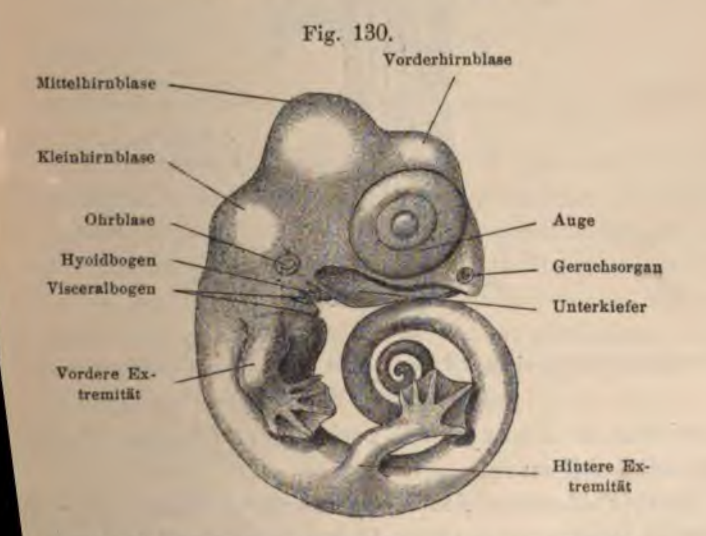
er sich bei den Embryonen der Anneliden und Arthropoden an der Rückenseite; man drückt das dadurch aus, dass man sagt, die

Fig. 129.



Zwölftägiger Kaninchenembryo, nach *Balfour*.

Fig. 130.

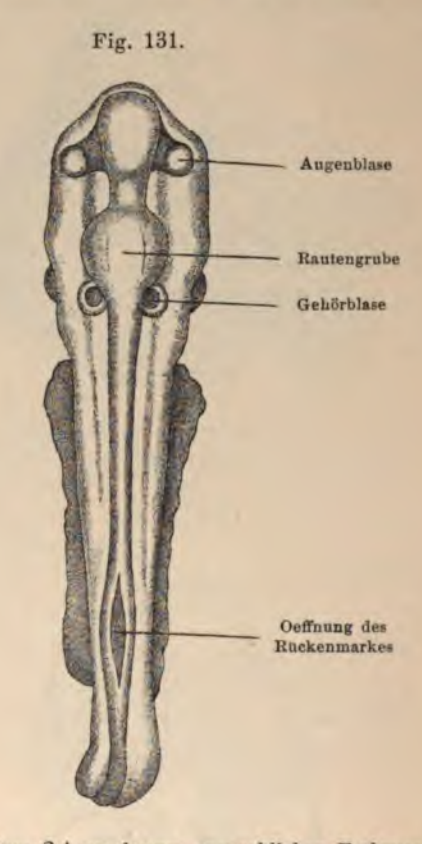


Embryo der Lacerta muralis von 7 *mm* Länge, nach *Balfour*.

hierembryonen besitzen einen dorsalen, die Embryonen der en und Arthropoden einen ventralen Keimstreifen (*Bergh*).

Die nähere Beschreibung der einzelnen Veränderungen in der Form des Embryos wird bei der Besprechung der Vorgänge innerhalb der Keimblattanlagen und bei der Beschreibung der Organbildungen erfolgen. Hier soll nur eine Charakterisierung

Fig. 131.



Dorsalconstruction eines 2·4 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

menschlicher Embryonen nach ihrem Alter (in Mondmonaten ausgedrückt) folgen:

Erster Monat: Am Ende des ersten Monats (25.—28. Tag) ist das Ei taubeneigross (etwa 18 *mm* lang), das Chorion ist an der ganzen Oberfläche gleichmässig zottig. Der 8—11 *mm* lange Embryo ist stark gekrümmt, durch einen kurzen Bauchstiel mit dem Chorion verbunden; die Extremitäten treten deutlich hervor, am Halse sind

jederseits vier offene Kiemenspalten zu sehen; das Nabelbläschen ist deutlich gestielt, 4·5 *mm* lang, reich mit Gefässen versehen.

Zweiter Monat: Bei den Embryonen von 28—35 Tagen ist nur mehr die erste Kiemenspalte offen; sie beginnen sich zu strecken; die Allantois hat nur noch drei Gefässe, da die rechte Nabelvene obliteriert ist. In der fünften Woche treten die Furchen auf, welche die Geruchsgrübchen mit den Mundwinkeln vereinigen, und in der sechsten Woche schliessen sie sich zu Canälchen. Rumpflänge in der fünften Woche 0·85—1·28 *cm*.

Embryonen vom 35. bis 42. Tag haben eine Rumpflänge von 1·3—1·5 *cm* und zeigen den Beginn einer Differenzierung an den Enden der Extremitäten. Mund und Nase sind bereits getrennt.

Fig. 132.



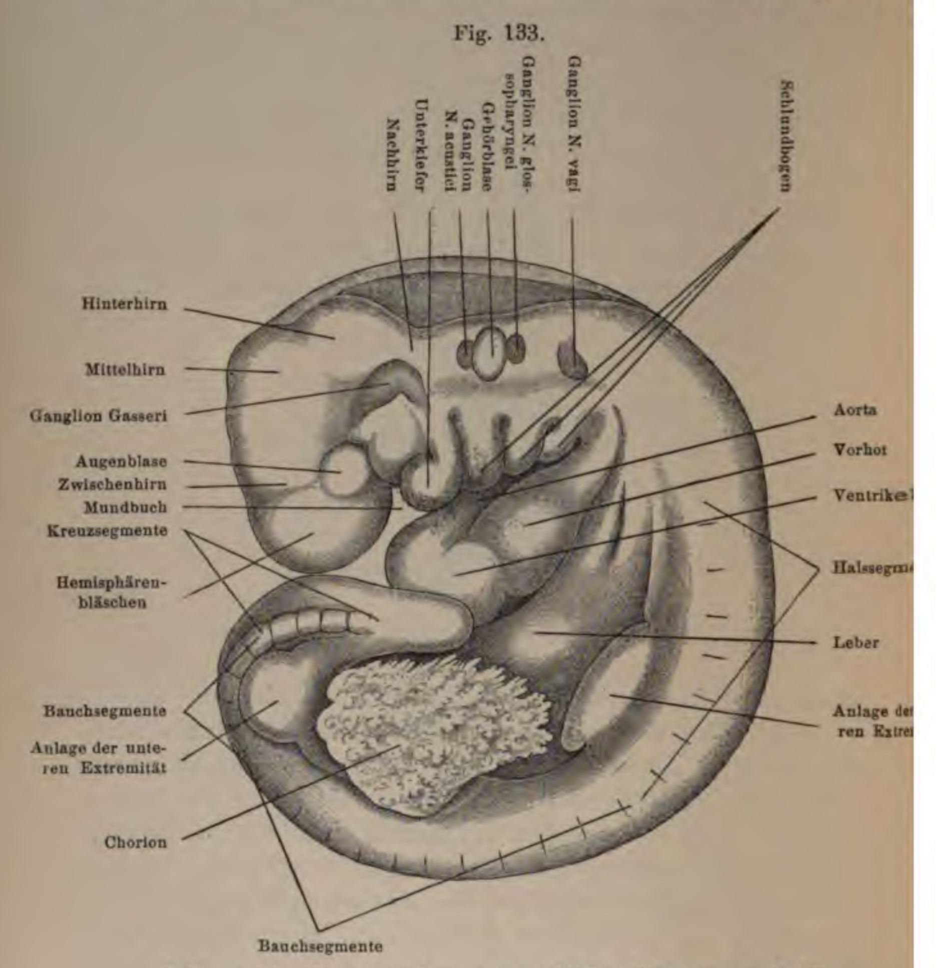
Gesicht eines 8 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

Embryonen in der siebenten bis achten Woche sind 1·6—2·1 *cm* lang. In der siebenten Woche legt sich die Ohrmuschel an. Am Ende des zweiten Monats ist das Ei sammt den Hüllen hühnereigross, bis 6·2 *cm* lang; der Embryo misst 26—30 *mm* und wiegt etwa 50—60 *g*. Der Nabelstrang ist 8 *cm* lang, der Kreislauf des Nabelbläschens ist obliteriert, die Bauchspalte ist geschlossen, die Kiemenspalten geschlossen, Augenlider und Nase bereits vorhanden, die Nieren angelegt. Die Ossification beginnt im Unterkiefer, Schlüsselbein, in den Rippen und den Wirbelkörpern.

Dritter Monat: Das Ei ist gänseeigross, der Embryo ist 6—11 *cm* lang und wiegt 10—15 *g*. Die Placenta ist bereits entwickelt, etwa 36 *g* wiegend; Nabelstrang 7 *cm* lang. Nabel im unteren Viertel der Linea alba. Beginn der äusseren Geschlechtsdifferenz. Ohrmuschel ausgebildet. Ossificationspunkte finden sich auch in den Schädelknochen und in den Extremitäten.

Vierter Monat: Embryo 10—17 *cm* lang, Gewicht 57 *g*. Die Placenta wiegt 80 *g*, der Nabelstrang 19 *cm* lang, der Nabel über dem unteren Drittel der Linea alba. Geschlecht deutlich, Beginn der

Fig. 133.



Seitenansicht eines 4 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

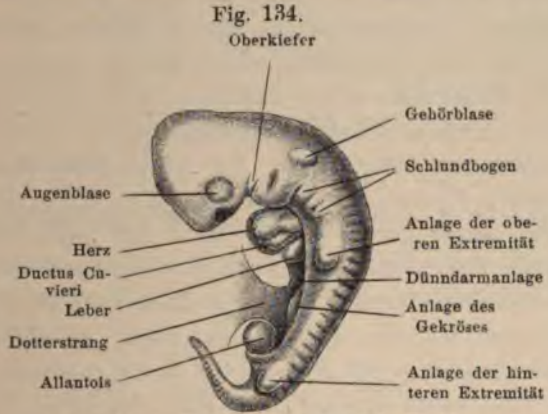
Haar- und Nagelbildung. Lider geschlossen. Im Darm Meconium, Haut mit durchscheinenden Gefässen, zuckende Bewegungen in den Extremitäten.

Fünfter Monat: Die Frucht misst 18—28 *cm*, das Gewicht beträgt 225—320 (durchschnittlich 284 *g*). Kopf- und Lanugohaare

deutlich, Beginn der Bildung der Vernix caseosa und des Meconium hepaticum. Gewicht der Placenta 178 *g*, Nabelschnur 31 *cm* lang.

Sechster Monat: Die Länge der Frucht beträgt 26—37 *cm*, wiegt durchschnittlich 634 *g*. Die Haut wird dicker, das Fettpolster

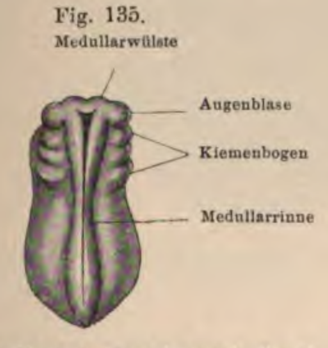
Fig. 134.



Embryo von Emys europaea, nach *Rathke*.

beginnt sich zu entwickeln. Meconium bereits im Dickdarm nachweisbar. Das Gehirn zeigt schon die Urwindungen.

Fig. 135.



Embryo von Rana temporaria, nach *Remak*.

Siebenter Monat: Länge des Fötus 35—38 *cm*, Gewicht 1200 *g*. Beginn des Descensus testiculorum, einer der beiden Hoden im Leistencanal; die Lidverklebung löst sich, die Pupillarmembran bildet sich gegen die 28. Woche in ihrem Centrum zurück. Das Gehirn zeigt neben den Urwindungen schon weitere Windungen.

Mittleres Gewicht der Placenta 374 *g*, mittlere Länge der Nabelschnur 42 *cm*. Zu Anfang des Monats im Fersenbein ein Ossificationskern von etwa 3 *mm* Durchmesser.

Achter Monat: Länge des Fötus 41—42 *cm*, Gewicht des Fötus 1570 *g*. Kopfhaar dicht, 1·3 *cm* lang, Haut stark mit Wollhaaren bedeckt. Pupillarmembran nur in Resten vorhanden. Nabel unter der Mitte der Linea alba, ein Hoden im Scrotum. Die Nägel erreichen die Fingerspitzen und beginnen härter zu werden. Zu Anfang des Monats ein ellipsoidischer Ossificationskern im Sprungbein. Gewicht der Placenta 450 *g*, Länge der Nahelschnur 46 *cm*.

Neunter Monat: Länge des Fötus 42—45 *cm*, Gewicht 2000 *g*. Das Gesicht wenig gerunzelt, die Haut mit blassröthlicher Farbe. In der Mitte des Monats tritt der Knochenkern in der unteren Epiphyse des Femurs auf und ist am Ende des Monats 2·5 *mm* breit.

Zehnter Monat: Länge des Fötus 45—55 *cm*, Gewicht 2300 *g*. Die Placenta wiegt 500—600 *g*, die Nabelschnur misst 50 *cm*, der Nabel liegt etwas unterhalb der Mitte der Linea alba. Die Nägel der Finger überragen die Fingerspitzen, die Haut ist weiss. Der Knochenkern in der unteren Femurepiphyse misst 5 *mm*. Am Ende des Monats treten Ossificationskerne im Würfelbein, in der oberen Epiphyse der Tibia und der oberen Epiphyse des Humerus auf.

Specieller Theil.

Entwicklungsgeschichte des äusseren Keimblattes.

Im äusseren Keimblatte finden wir bei allen Wirbelthieren im axialen Theile der Embryonalanlage an einer umschriebenen Stelle eine Verdickung.

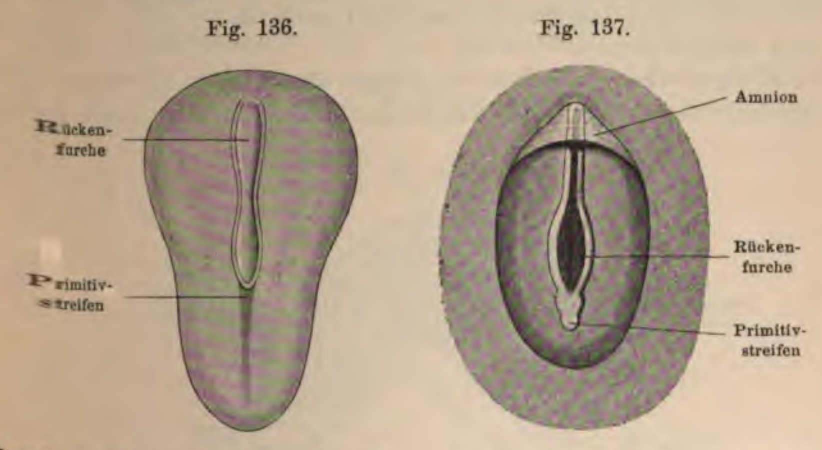


Fig. 136. Embryonalanlage eines achttägigen Kanincheneies, nach *Kölliker*.

Fig. 137. Oberflächenansicht eines Embryos von Lacerta muralis, nach *Balfour*.

Diese Verdickung ist beim Säugethier- und Hühnerembryo in der Längsachse des Fruchthofes vor dem Primitivstreifen (Fig. 136) gelegen, ebenso bei den Reptilien (Fig. 137), beim Froschei und beim Ei der Kröten liegt sie in der Längsachse des elliptisch gewordenen Eies. Am Fischei ist die Verdickung an der vordersten Partie des Embryos gelegen. Beim Säugethier-, Hühner- und Froschembryo, sowie bei den Salachiern, besteht die Verdickung aus zwei

längsliegenden Wülsten, die eine Furche zwischen sich fassen (Fig. 138). Die Furche wird **Primitivrinne** oder **Rückenfurche** genannt. Die beiden Wülste bezeichnet man als **Rückenwülste**.

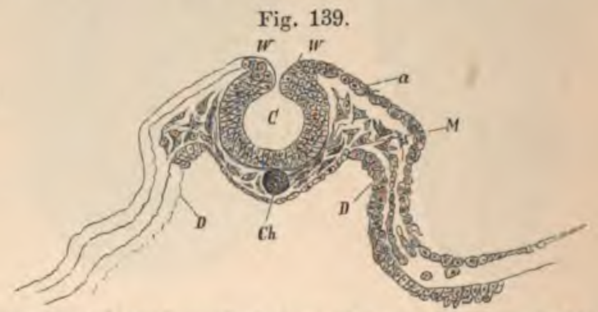
Fig. 138.



Durchschnitt durch die Mitte der Keimanlage eines 22 Stunden alten Hühnerembryos. *R* Rückenfurche; *W* Rückenwulst; *h* äusseres, *M* mittleres und *D* inneres Keimblatt; *x* anhängende Dotterkugeln.

Die Rückenwülste enthalten die Anlage sämmtlicher Elemente des Centralnervensystems, und die Rückenfurche ist der noch nicht

Fig. 139.



Querschnitt durch den Embryonalleib eines Hühnerembryos am Ende des zweiten Tages, unterhalb des Vorderdarmes. *W W* Rückenwülste; *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda dorsalis; *a* Ektoderm; *M* Mesoderm; *D* Entoderm.

abgeschlossene Centralcanal des Centralnervensystems (Fig. 139). Eine Rückenfurche zeigt sich auch beim Amphioxus und bei den Tunicaten (Fig. 140).

Die beiden Rückenwülste gehen am vordersten und hintersten Theile des Embryos, am Kopf- und Schwanzende desselben, als Schenkel eines auf dem Durchschnitte mehr stumpfen Winkels aus-

einander, während sie in der Mitte des Embryos einen stark spitzen Winkel bilden.

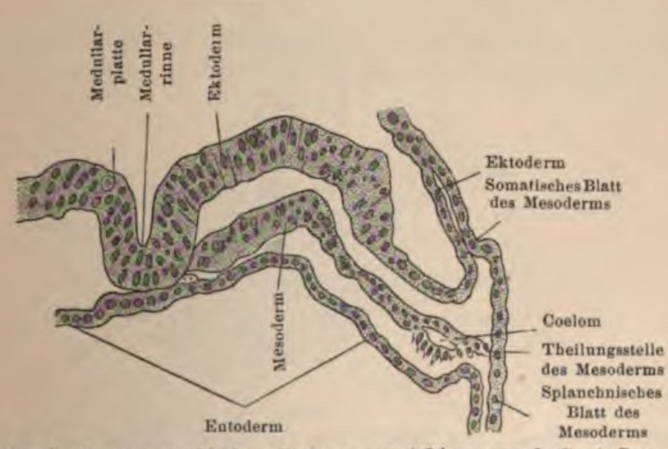
Fig. 140.



Embryo von Ascidia mamillata, nach *Kowalewsky*.

Die Verdickung des äusseren Keimblattes an der Stelle des künftigen Rückenmarkes (Fig. 141) beruht auf einer localen Ver-

Fig. 141.



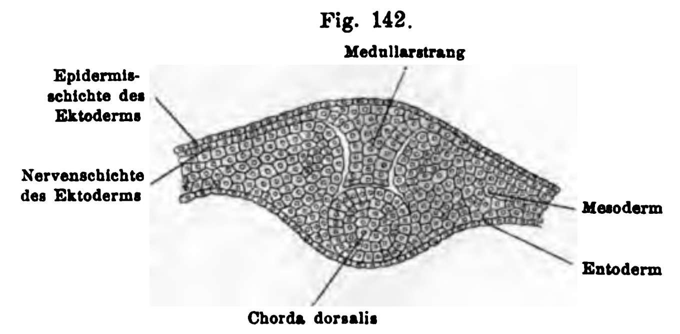
Querschnitt durch einen menschlichen Embryo von 1·54 *mm*, nach Graf *Spee*.

mehrung der Elemente in demselben, die durch den Theilungsprocess zu Stande kommt.

Die hier geschilderte Bildung des Centralnervensystems ist bei den Wirbelthieren in der Mehrzahl der Fälle zu beobachten; nur bei einigen Classen, so bei den Teleostiern und den Cyclostomen,

ist auffälligerweise die Anlage des Centralnervensystems von anderer Wirbelthiere verschieden, da auf dem Querschnitte Rückenfurche sichtbar wird, sondern ein cylindrischer S

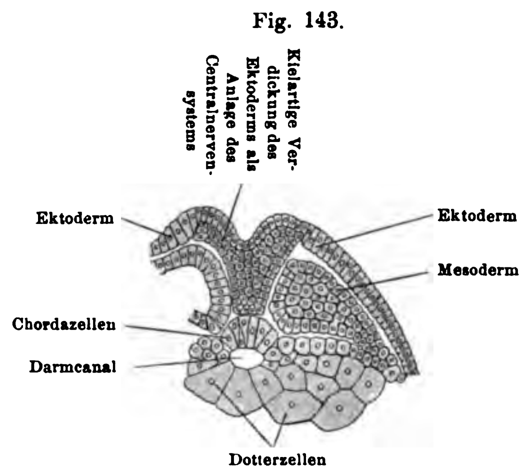
Fig. 142.



Querschnitt durch einen fünf Tage alten Lepidosteusembryo, nach *Balfo*

(Fig. 142 und 143) in der Längsachse des Embryos auftritt. Centralcanal des Centralnervensystems entsteht dann durch D

Fig. 143.



Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon planeri von 208 Stunden, *Balfour*.

cenz jener Zellen, welche das Centralnervensystem des Emb bilden. Bei manchen Teleostiern (Syngnathus) sieht man auf Querschnitte in der Mitte der soliden Zellenanlage einen Str (Fig. 144 und 145), welcher der bei den anderen Wirbelthi vorhandenen Furche entspricht; diese Bildungsweise ist von

soeben angeführten darin verschieden, dass bei den Salmoniden (Fig. 146 und 147) jede Andeutung einer Furche fehlt. Das äussere

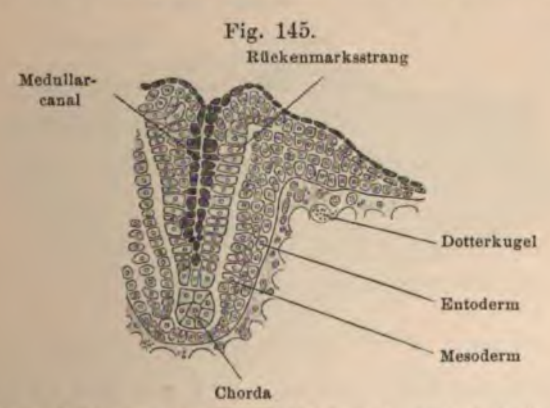
Fig. 144.



Querschnitt eines jüngeren Teleostierembryos (Syngnathus), nach *Calberla*.

Keimblatt ist noch vor der Ausbildung des Nervensystems aus zwei Zellschichten zusammengesetzt, von denen der oberen Schichte die

Fig. 145.

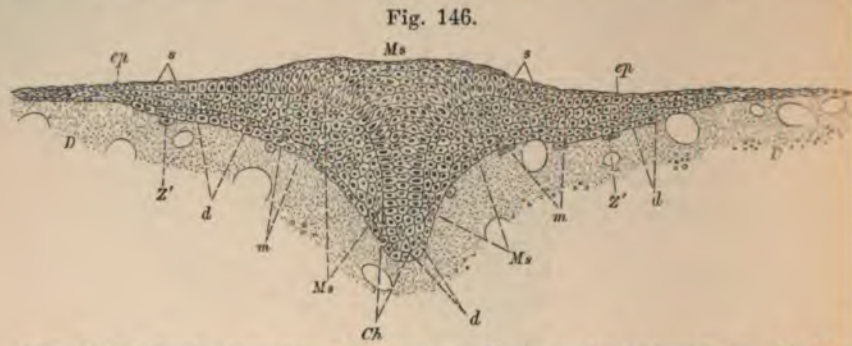


Querschnitt von Syngnathus (Teleostier), nach *Calberla*.

Epithelbildung obliegt; aus ihr ist nun jene Zellenlage hervorgegangen, welche bei Syngnathus und den dieselbe Anlage des Centralnervensystems zeigenden Teleostiern den Streifen bildet.

Die beiden Rückenwülste streben, nachdem sie höher geworden, einander näher zu kommen, bis sie von beiden Seiten zusammenstossen (Fig. 139), wo sich dann die Zellen derselben mit einander

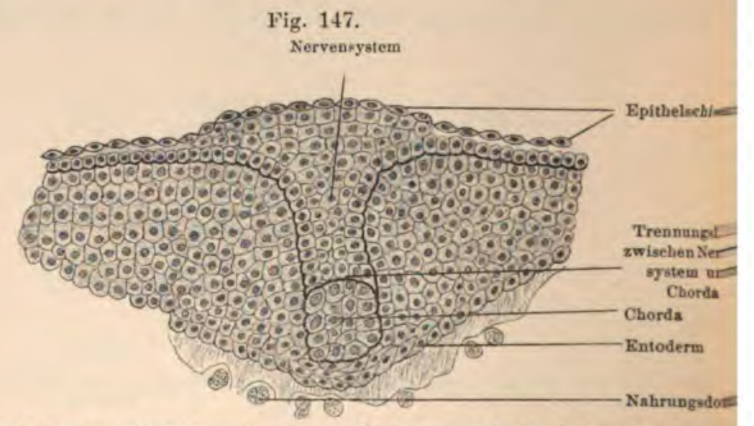
Fig. 146.



Querschnitt durch einen Forellenembryo am 23. Tage der Entwicklung. *Ms* Medullarstrang (Centralnervensystem); *ep* Hornblatt und *s* Nervenblatt des Ektoderms; *D* Dottermasse; *m* Mesoderm; *d* Ektoderm; *Ch* Chorda dorsalis, nach *Oellache*

vereinigen, so dass man keine Trennungscontour zwischen beiden sehen kann. Die Verwachsung erfolgt nicht überall gleichmässi[g], sondern schreitet allmälig gegen das Schwanzende fort.

Fig. 147.



Querschnitt eines Forellenembryos vom 27. Tage nach der Befruchtung.

Der Rest des äusseren Keimblattes schnürt sich vom Centralnervensystem ab und bleibt als äusserste Decke für den Embryonalleib. Bei den Anamniern (Fig. 148), bei denen das äussere Keimblatt aus zwei Zellenlagen gebildet wird, wird die Rückenfurche

von der äussersten Zellenschichte überzogen. Ist einmal der Centralcanal abgeschlossen, so kann man keine deutliche Sonderung dieser beiden Schichten in den Gebilden, welche den Canal umgeben, bemerken. Eine Abart der Abschliessung des Rohres

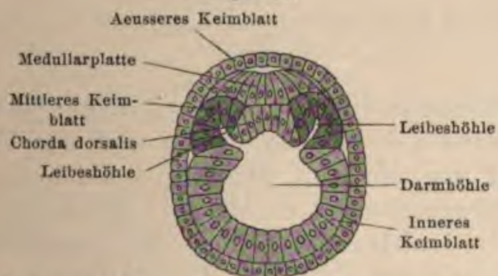
Fig. 148.



Querschnitt durch das Centralnervensystem von Bufo cinereus nach Abschnürung desselben vom Ektoderm. *C* Centralnervensystem; *h* äussere Schichte (Hornblatt) und *n* innere Schichte (Nervenblatt) des Ektoderms; *J* Entoderm; *M* Mesoderm; *ch* Chorda dorsalis.

des Centralnervensystems zeigt sich bei Amphioxus lanceolatus. Die Bildung des Centralnervensystems beginnt hier mit der Ab-

Fig. 149.



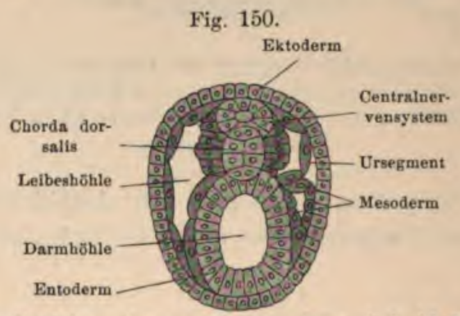
Querschnitt durch einen Amphioxusembryo (mit 4 Ursegmenten), nach *B. Hatschek*.

plattung der Dorsalfläche des Embryos; die so entstehende Nervenplatte, welche cylindrische Zellen trägt (Fig. 149), wird nun dadurch, dass sich ihre Seitenwände in Form von Falten erheben, zu einer Rinne umgestaltet; die angrenzenden Theile des Ektoderms wachsen nun allmälig von beiden Seiten über die Nervenplatte hinweg und schliessen die Rinne zu einem Canal (Fig. 150) ab, dessen Boden von der Nervenplatte und dessen Decke von der darüber ge-

wachsenen Epidermis gebildet wird. Dadurch nun, dass auch die emporgehobenen Falten der Nervenplatte selbst gegen einander wachsen, entsteht das Nervenrohr.

Die Wandung des Nervenrohres besteht anfangs aus gleichartigen, radiär gestellten Zellen, deren Kerne in ungleicher Höhe stehen, so dass sie mehrere Schichten zu bilden scheinen; da aber jede Zelle beide Ränder der Wandung erreicht, so ist die Zellschichte nur einfach. Später erfolgt die Trennung der Zellen in zwei Schichten; die innere Schichte behält den ursprünglichen Charakter, aber die äussere Schichte nimmt ein etwas verändertes Aussehen an, indem die Kerne der Zellen länglich und grösser werden und die Zellen nicht blos radiär, sondern auch dorsoventral gestellt sind. Man be-

Fig. 150.



Querschnitt durch die Mitte eines Amphioxusembryo (mit 11 Ursegmenten), nach *B. Hatschek*.

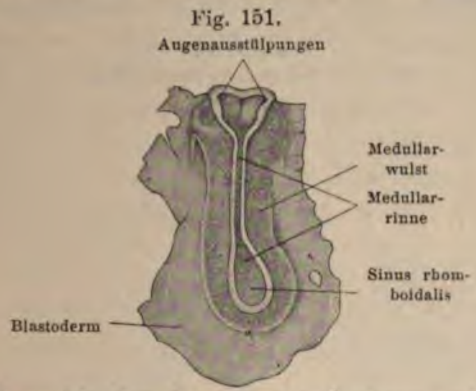
zeichnet die innere Schichte mit *His* als Innenplatte oder mit *Merk* als Kernzone; die äussere Schichte wird von *His* als Mantelschichte und von *Merk* als gereiftere Kernzone bezeichnet.

Am Kopfende findet man blasige Auftreibungen des Rohres, welche die Gehirnblasen darstellen, am Schwanzende ist eine starke Erweiterung, der Sinus rhomboidalis (Fig. 151).

Die Elemente des Nervensystems sind bei sämmtlichen Wirbelthierembryonen auf Querschnitten von in Chromsäure oder Ueberosmiumsäure gehärteten Embryonen anfangs rundlich mit deutlichem, kleinen, rundlichen Kerne; die innerste Zellenlage des Rohres besteht aus cylindrischen Elementen mit Flimmerhaaren. Später stehen die Zellen dicht gedrängt neben einander und werden spindelförmig mit einem feinkörnigen Protoplasma. Die Epithelzellen senden gegen die Peripherie hin Ausläufer (Radiärfasern), welche sich ver-

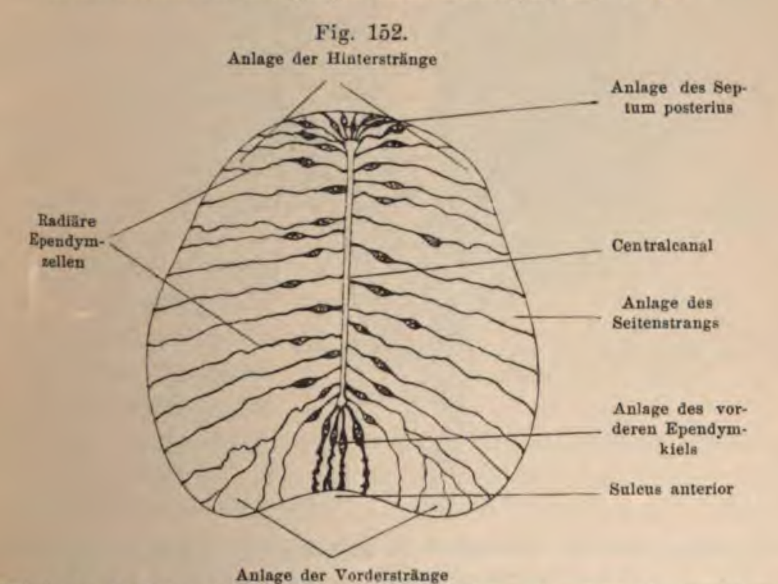
zweigen und erst an der Peripherie dicht unter der Pia mater mit Anschwellungen endigen, aus denen, wie bei den Sinnesepithelien, ein

Fig. 151.



Oberflächenansicht eines jungen Maulwurfembryos, nach *Heape*.

Fig. 152.

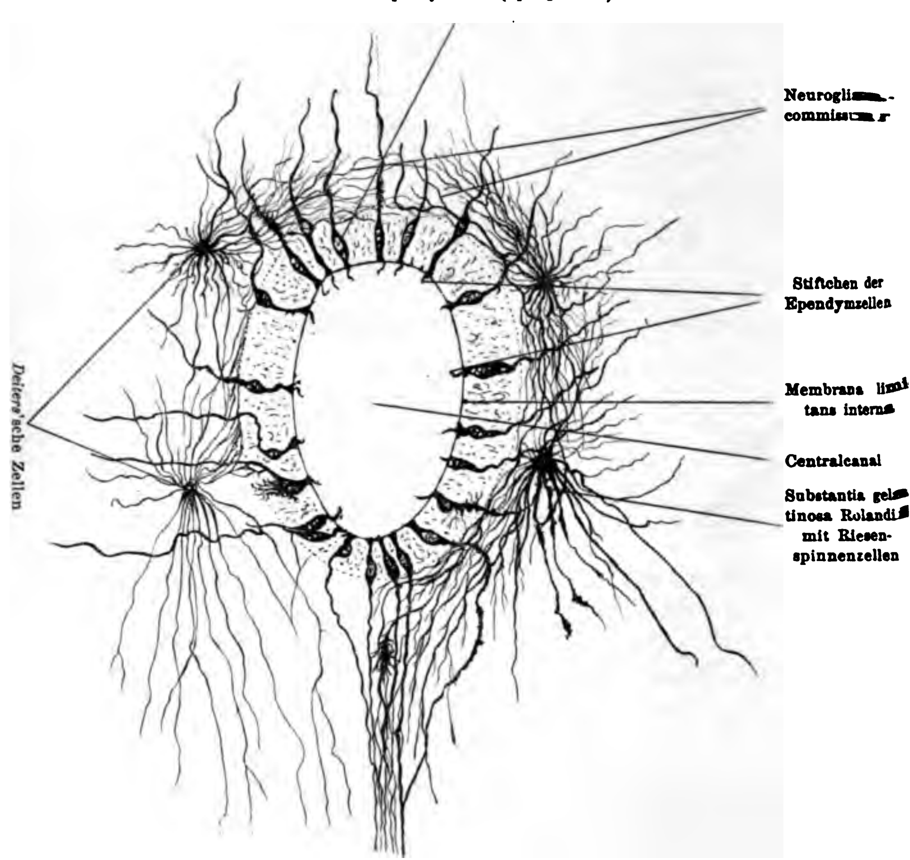


Querschnitt des Medullarrohres eines viertägigen Hühnerembryos mit imprägnierten Radiärzellen (*Golgi*'sche Methode), nach *Lenhossék*.

dünner Stift herausragt (Fig. 152). Während bei den niederen Wirbelthieren dieses Verhalten sich bis in das reife Leben erhält, reichen beim Menschen und bei den höheren Säugethieren die Endausläufer nicht mehr überall bis zur Peripherie.

Aus einem Theil der Zellen in der Innenplatte gehen die auc
weiterhin als Epithelzellen dienenden Spongioblasten (Neuro
gliazellen) hervor, aus einem Theil der Elemente in der Mante

Fig. 153.
Kern der Ependymzelle (Spongioblast)

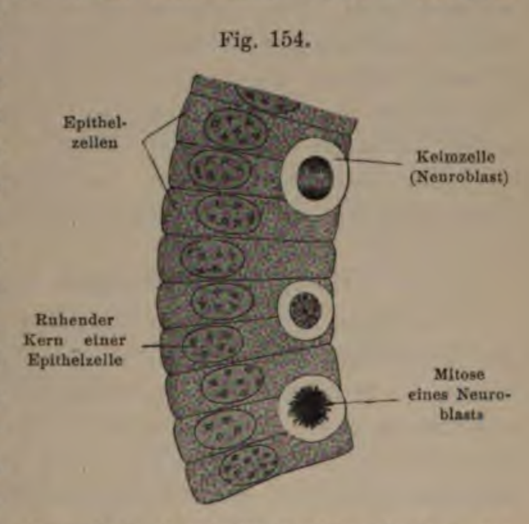


Querschnitt durch den Centralcanal des Rückenmarks eines 23 *cm* langen menschlichen Embryos (*Golgi*'sche Methode), nach *Lenhossék.*

schichte entstehen die Neuroblasten (Nervenzellen, Keimzellen). Die Spongioblasten wachsen zu Neurogliafasern aus und durchsetzen die ganze Wandung des Centralcanales (Fig. 153); an der äusseren Oberfläche des Rohres entsteht eine dünne Lage von Neurogliafasern ohne Zellen, welche *His* als Randschleier bezeichnete, und die

von einem dünnen Häutchen, der Membrana limitans meningea, begrenzt wird. Jede Epithelzelle trägt am basalen Innenende einen verdickten Cuticularsaum mit einem starren in die Lichtung ragenden Fortsatze, und durch die Vereinigung dieser Saumzonen entsteht die Membrana limitans interna. Ziemlich früh erfolgt die Trennung der Medullarrohrzellen in zwei Gruppen, in die auch weiterhin als Epithelzellen dienenden Spongioblasten (Neurogliazellen) und in die runden Keimzellen, aus denen die mit länglichem Kerne versehenen Neuroblasten (Nervenzellen) hervorgehen (Fig. 154). Nach *Merk* erfolgt das Wachsthum des Medullarrohres weniger durch eine Zellvermehrung als durch eine Substanzzunahme der Zellen. *Golgi*, *Gierke* und *His* wiesen auf den ausschliesslich ektodermalen Charakter der Neuroglia hin, welche mit dem umgebenden Mesoderm in keiner Beziehung steht, also eine Umwandlung von Epithelzellen darstellt. *His* hat an Selachierembryonen die Umwandlung der Epithelzellen in Spongioblasten verfolgt; das Protoplasma der Zellen erfährt eine Trennung in eine trübe und in eine durchsichtige Substanz; die Zellen verlieren ihre Zellgrenzen, erhalten eine balkige Zellstructur, und endlich bildet sich an Stelle einer Schichte getrennter Epithelzellen ein Netzwerk aus. Der Randschleier des Medullarrohres, der nur aus Neurogliazellen besteht, gibt die Anlage der weissen Substanz; die Mantelschichte, welche sämmtliche Neuroblasten enthält, wird zur grauen Substanz, und die Innenschichte, welche anfangs beide Arten von Zellen, später aber in Folge der Auswanderung der Neuroblasten blos Spongioblasten enthält, wird zum Ependym.

Fig. 154.



Querschnitt durch die Epithelauskleidung des Medullarcanals, nach *His*.

Man kann die das Centralnervensystem bildenden Elemente als die Grundlage für die Ganglienzellen und die marklosen Fasern der grauen Substanz betrachten, ferner geht auch die weisse Substanz zum grössten Theile aus ihnen hervor, indem die markhaltigen Fasern der weissen Substanz, welche in der embryonalen Periode marklos sind, mit den Ganglien, wie auf Längsschnitten durch das Rückenmark zu sehen ist, im Zusammenhange stehen. Die Ganglien des Cerebrospinalsystems und des sympathischen Nervensystems stammen ebenfalls aus der Anlage des Centralnervensystems. Die Ganglien des Cerebrospinalsystems wachsen seitlich aus einer Nervenleiste des Rückenmarkrohres heraus (*Schenk, Hensen*), während die Ganglien des Sympathicus sich erst in secundärer Linie aus den Ganglien des Cerebrospinalsystems entwickeln (*Schenk, Birdsall, His*).

Die Elemente des vom Centralnervensystem abgeschnürten äusseren Keimblattes zeigen keine Veränderung.

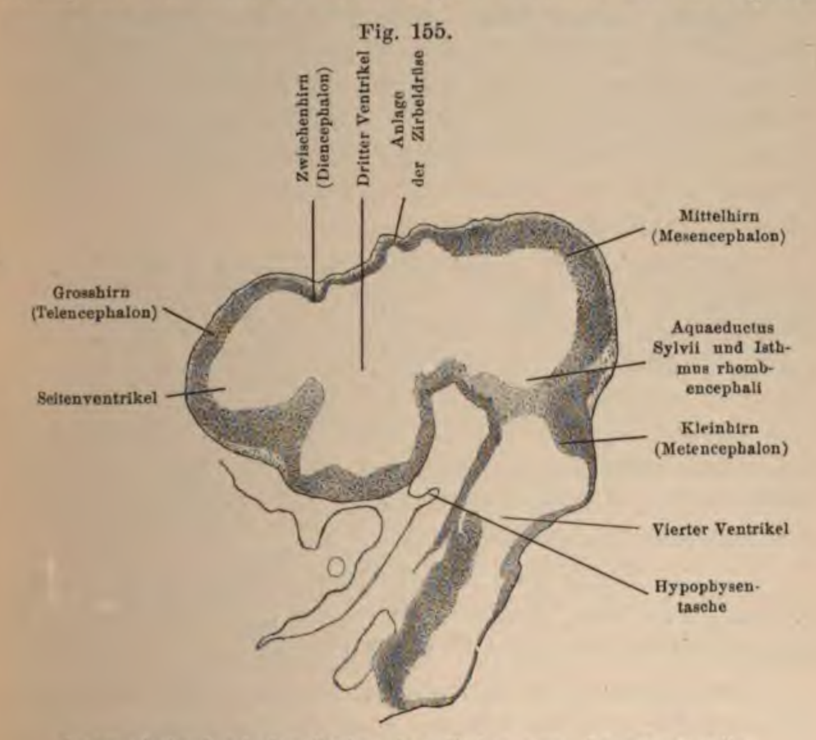
Weitere Veränderungen der Gehirnblasen.

Nachdem das Centralnervensystem geschlossen ist, findet man das aufgetriebene vordere Stück desselben zu drei Blasen umgestaltet, die in offener Communication mit einander stehen; man bezeichnet sie nach *Mihalkovics* als das primäre Vorderhirnbläschen, das Mittelhirnbläschen und das primäre Hinterhirnbläschen. In dem weiteren Fortgang der Entwicklung theilt sich das erste und das dritte Gehirnbläschen in je zwei Abschnitte, so dass man fünf Gehirnbläschen unterscheiden kann; man bezeichnet sie, von vorne nach rückwärts gehend, als Grosshirnbläschen (secundäres Vorderhirn), Zwischenhirnbläschen, Mittelhirnbläschen, Kleinhirnbläschen (secundäres Hinterhirn) und Nachhirnbläschen (Fig. 155).

Nach der von der anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung in Basel 1895 angenommenen Nomenclatur wird das primäre Vorderhirnbläschen als Prosencephalon, das Mittelhirnbläschen als Mesencephalon und das primäre Hinterbläschen als Rhombencephalon (Rautenhirn) bezeichnet. Das Grosshirnbläschen wird Telencephalon (Endhirn), das Zwischenhirnbläschen Diencephalon, das Kleinhirnbläschen Metencephalon und das Nachhirnbläschen Myelencephalon genannt.

Aus dem Grosshirnbläschen gehen die beiden Seitenventrikel des Grosshirns hervor und sämmtliche Gebilde, die man als Hirnmantel beschreibt; die Seitenventrikel erscheinen anfangs als Ausbuchtung eines gemeinsamen Vorderhirnventrikels. Der Manteltheil der Grosshirnhemisphäre, das Corpus callosum, die Commissura anterior, der Fornix und das Septum

Fig. 155.



Längsschnitt durch das Gehirn eines Embryos von Lacerta muralis.

pellucidum werden aus der Decke und dem Seitentheile des Grosshirnbläschens gebildet. Aus dessen Boden gehen der Lobus olfactorius und die Lamina perforata anterior hervor; aus dem theilweise verdickten Basaltheile und dem Seitentheile stammen der Nucleus striatus, Nucleus lentiformis und das Claustrum, die als Hirnstamm bezeichnet werden, zum Unterschiede von den anderen Theilen, welche man den Mantelantheil nennt.

Aus dem Zwischenhirnbläschen wird der Hohlraum des dritten Ventrikels, dessen seitliche Masse zum Thalamus

opticus umgestaltet wird; die Commissura posterior und die Glandula pinealis gehen aus der Decke des Zwischenhirnbläschens hervor, während sich die Corpora mammillaria, das Infundibulum mit dem Tuber cinereum und ein Theil des Chiasma nervi optici aus dem Boden des Zwischenhirnbläschens entwickeln.

An der unteren Fläche grenzen sich vom Zwischenhirn die Riechlappen und an der Hinterwand das Hypophysensäckchen ab. Das Zwischenhirn ist in seiner unteren Hälfte durch eine Furche (Sulcus intermedius) in einen vorderen und einen hinteren Schenkel (Crus anterius und posterius) getheilt. Der hintere Schenkel trägt das Hypophysensäckchen und der vordere Schenkel den Augenblasenstiel.

Das Zwischenhirn umschliesst den dritten Ventrikel, der im Gegensatze zum späteren Verhalten als eine breite, geräumige Höhle erscheint, welche in eine Anzahl mehr oder minder selbstständiger Buchten ausläuft und mit dem Hypophysensäckchen nach rückwärts communiciert; seitlich von ihm liegen die Buchten des Crus posterius und Crus anterius, deren letztere in die Höhlung des Augenblasenstieles sich fortsetzt; nach abwärts folgen die mit den Seitenventrikeln verbundenen Höhlungen der Riechlappen, und nach vorn schliessen sich die Seitenventrikel an.

Die Verbindung der beiden Hemisphärenhöhlen unter einander und mit dem dritten Ventrikel, das spätere Foramen Monroi, ist anfangs weit und verengert sich erst allmälig.

Der Hohlraum des Mittelhirnbläschens, des einzigen der Gehirnbläschen, welches keinem Abschnürungsprocesse unterliegt, wird zum Aquaeductus Sylvii. Das Mittelhirnbläschen ragt unter den Gehirnbläschen am meisten hervor; aus seiner Decke werden die Corpora quadrigemina, aus den Seitentheilen werden die Schleife und das Corpus geniculatum mediale. Aus dem Bodentheile werden die Pedunculi cerebri und die Lamina perforata posterior.

Die Höhlungen des Kleinhirnbläschens und des Nachhirnbläschens bleiben mit einander vereint, stehen durch den Aquaeductus Sylvii mit dem dritten Ventrikel in Verbindung und stellen den vierten Ventrikel des ausgebildeten Gehirns dar.

Aus dem Seitentheile des Kleinhirnbläschens entwickeln sich die Crura cerebelli ad pontem, aus der Decke desselben das Kleinhirn und die beiden Marksegel und aus dem Boden die Varolsbrücke.

Das Nachhirnbläschen liefert vorzugsweise die Medulla oblongata, welche aus dem die Hauptmasse des Bläschens ausmachenden Bodentheil gebildet wird, während aus den Seitentheilen die Pedunculi cerebelli und aus der Decke die Membrana tectoria ventriculi quarti hervorgehen.

Der hinter den Blasen liegende Theil des Centralnervensystems gibt das Rückenmark (Medulla spinalis).

Neuromeren.

An dem abgeschlossenen Rohre des Nervensystems beobachtet man eine Segmentation, durch welche stellenweise Erweiterungen der verdickten Seitenwand entstehen; diese entsprechen den Stellen, an denen sich die Ganglienzellen und die Nervenfasern bilden. Man findet sie zunächst am Hinterhirn und in der Halsgegend des Rückenmarks; von da aus schreitet ihre Bildung gegen die Hirnblasen und gegen das Schwanzende hin. *Orr* hat zuerst auf ihr Vorhandensein aufmerksam gemacht und sie mit dem Namen der Neuromeren belegt. Jedem Neuromer entspricht ein Nervenpaar. Sie sind am deutlichsten zu jener Zeit ausgebildet, in der sich die Vorderhirnbläschen zu Hemisphären umgestalten. Die Neuromeren des Gehirns sind nach *Orr* symmetrisch gelagert. Der nach aussen vortretenden Wölbung entspricht innen eine Concavität. Aus dem Gipfel der Hervorwölbung entspringt der Nerv; die Zellen in der Wandung des Rückenmarks stehen radiär zur inneren concaven Fläche. *Orr* beziffert die Gesammtzahl der Hirnneuromeren, die Neuromeren des Hypoglossus ausgenommen, auf zehn; nach *Froriep, Zimmermann* und *Kupffer* beträgt ihre Zahl acht. Mit dem Auftreten der Fasersubstanz im Gehirn verschwindet die regelmässige Anordnung der Neuromeren. Im Rückenmark scheint die Zahl der Neuromeren mit der Anzahl der Mesodermsegmente übereinzustimmen; die zwischen den Segmenten liegenden Einschnürungen des Medullarrohres entsprechen den Neuromeren (vgl. Fig. 165).

Grosshirn, Kleinhirn, Medulla oblongata.

Bei der Betrachtung der Keimscheiben von Säugethier- und Vögelembryonen in frühen Stadien erkennt man, dass die Ebene, in welcher die Gehirnbläschen liegen, anfangs mit der Ebene des Frucht- und Gefässhofes zusammenfällt, und dass die Gehirnbläschen ursprünglich eine gerade Linie bilden.

Beim Frosch- und beim Fischembryo liegen sie in der Linie des Rückens des Embryos. Beim Fischembryo (Salmo) ist noch zu bemerken, dass die blasigen Auftreibungen anfangs, gleich dem übrigen Theile des Centralnervensystems, anfangs ohne Höhle sind und aus einer soliden Zellenmasse bestehen.

Die Gehirnbläschen rücken bald aus ihrer ursprünglichen Ebene heraus und bilden drei Krümmungen. Die erste Krümmung vom Rückenmark gegen das Gehirn findet sich an der Uebergangsstelle des Rückenmarks in das Nachhirn. Sie wird als Nackenkrümmung bezeichnet. Die zweite Krümmung findet man an der Uebergangsstelle des Hinterhirns in das Nachhirn. Da an dieser Stelle später der Pons Varoli entsteht, bezeichnet *Kölliker* diese Krümmung als Brückenkrümmung (Fig. 156). Die vorderste der Krümmungen, die Scheitelkrümmung oder Hakenkrümmung, entsteht dadurch, dass das Zwischen- und Vorderhirn sich nahezu unter einem rechten Winkel zum Mittel- und Hinterhirn stellt. Der vorderste Abschnitt des Gehirns hat dann seine Längsachse nach unten gerichtet.

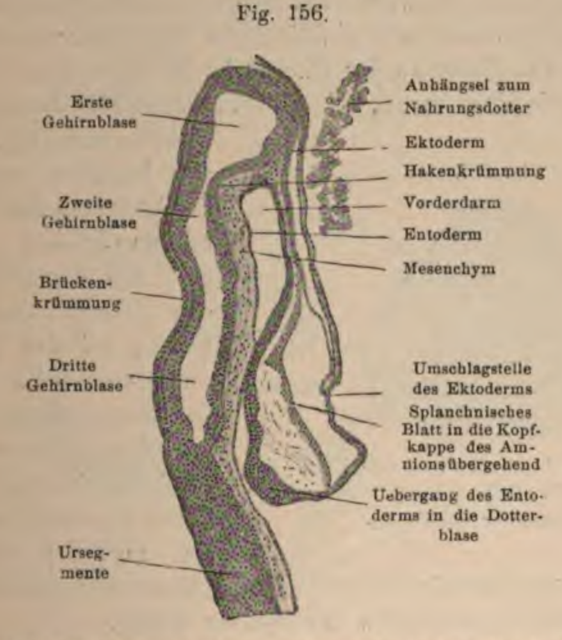
Es entstehen dadurch zwei ungleich lange Schenkel der Gehirnanlage, welche im Mittelhirn zusammentreffen und durch eine schmale Furche (Sattelfurche) von einander getrennt sind; der hintere Schenkel übertrifft an Länge weitaus den vorderen Schenkel.

Die Krümmungen sind nicht bei allen Thieren gleich stark ausgebildet und treten nicht zu gleicher Zeit auf. Bei den Teleostiern ist die Scheitelkrümmung gering, noch geringer ist sie bei Petromyzon; auch bei den Ganoiden und den Amphibien erscheint die Kopfkrümmung schwach ausgebildet; dagegen tritt sie bei den Elasmobranchiern, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren sehr deutlich hervor; am stärksten ist die Kopfkrümmung beim Menschen.

Die Ursache der Krümmungen dürfte in dem rascheren Wachsthum der Gehirnanlage gegenüber den umgebenden Theilen liegen.

Nach *His* nimmt in derselben Zeit, in der die Anlage des Rückenmarks um den sechsten Theil des Längendurchmessers zunimmt, die Anlage des Gehirns um mehr als das Doppelte des Längendurchmessers zu. Die Verschiedenheit in der Ausbildung der Kopfkrümmung bei den einzelnen Thierclassen liegt in der verschiedenen Ausbildung der Grosshirnhemisphären; beim Menschen, bei dem die Gross-

Fig. 156.



Sagittalschnitt eines Hühnerembryos vom zweiten Tage in der Höhe des Vorderdarms.

hirnhemisphären am stärksten ausgebildet sind, prägt sich deshalb auch die Kopfkrümmung am stärksten aus. Die starke Kopfkrümmung bedingt es bei den hochentwickelten Thieren, dass das Grosshirnbläschen das Herz berührt und bei jeder Systole eine Mitbewegung erhält.

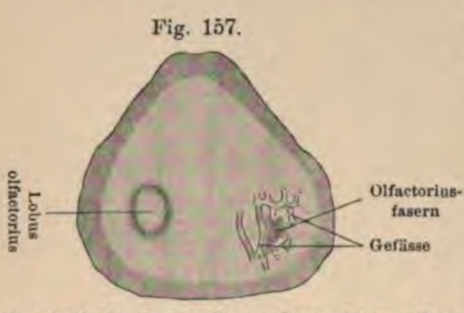
Bezüglich der Zeitfolge, in der die Krümmungen auftreten, ist zu bemerken, dass sich zuerst die Spaltkrümmung und zuletzt die Brückenkrümmung entwickelt. Die Brückenkrümmung ist den beiden anderen Krümmungen gleichsam entgegengesetzt, da sie ihre Convexität nicht dem Rücken des Embryos, sondern der Bauchseite des

Embryos zukehrt; dieser Gegensatz in der Krümmungsrichtung trägt in hohem Grade zur Geradestreckung der Schädelachse bei.

Die Oberfläche des embryonalen Gehirns ist anfangs, so lange noch die einzelnen Organe in den übrigen Keimschichten nicht angelegt oder nur zum Theil ausgebildet sind, glatt. Die Windungen treten erst später auf.

Man findet unmittelbar unter der Oberfläche des Gehirns Gefässverzweigungen, welche mit dem vorschreitenden Entwicklungsgange stärker werden und ein dichteres Netz bilden; an den Stellen, von denen aus Fortsätze der Oberfläche in Form von Ganglien an die Peripherie hinausragen, zeigen sich reichere Maschennetze; solche Maschennetze (Fig. 157) finden sich besonders an der Stelle des künftigen Bulbus olfactorius (*Schenk*).

Fig. 157.



Durchschnitt durch die vorderste Kuppe des Riechhügels eines Hühnerembryos vom sechsten Tage der Bebrütung.

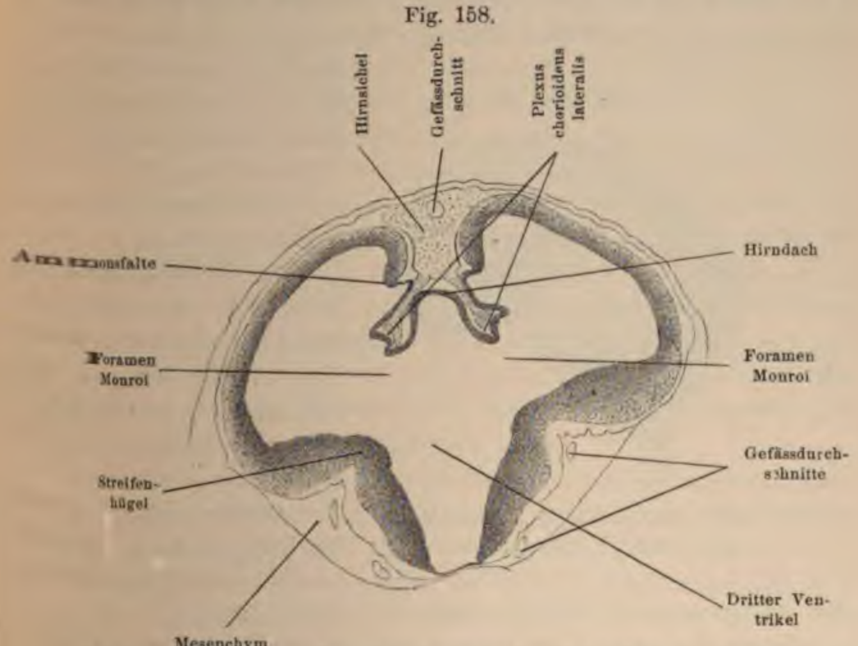
Bei der ersten Anlage des Gehirns und Rückenmarks, bei der Furchenbildung und beim Abschlusse des Nervenrohres zeigen die Mesodermelemente das Bestreben, die angelegten nervösen Elemente im Ektoderm zu umgeben; dies ist ein Beweis dafür, dass zwischen entodermalen und ektodermalen Elementen eine gewisse Anpassung im Wachsthum erfolgt.

Die ausgiebigere Vermehrung der Elemente im Mesoderm scheint aber nicht ohne Einfluss auf die Formveränderungen des Ektoderms zu sein. So sieht man, dass das Grosshirnbläschen in eine rechte und eine linke Hälfte zerfällt, indem die Decke der Gehirnblase in die Höhlung eingestülpt wird, dabei werden die umgebenden bindegewebigen Elemente sammt den Gefässverästelungen nachgezogen, und dadurch wird eine Spalte gebildet, welche man als die primitive grosse Hirnsichel (Mantelspalte, Fig. 158) bezeichnet. So entstehen aus der Höhle des Grosshirnbläschens zwei Höhlungen, welche den beiden Grosshirnhemisphären entsprechen und deshalb Hemisphärenbläschen heissen. Ihre Lichtung wird zu den Seitenkammern. Die Communication zwischen dem unpaaren Rohre und

den beiden Hemisphärenbläschen wird als Foramen Monroi bezeichnet; sie stellt beim Embryo eine sehr weite Oeffnung dar, welche im weiteren Verlaufe der Entwicklung kleiner wird.

Eine zweite, gleichfalls sehr wichtige Spalte, bei der ebenfalls die ganze Gehirnwandung eingestülpt wird, ist die Fossa Sylvii. Sie ist anfangs eine flache Vertiefung in der Mitte der Unterfläche jeder Hemisphäre (Fig. 159). Denkt man sich durch diese Furche beiderseits

Fig. 158.



Querschnitt durch das Grosshirn eines 1·5 *cm* langen Kaninchenembryos.

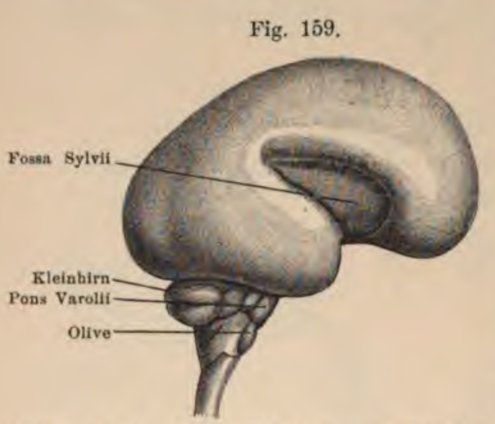
seits eine quere Achse gelegt, so erscheint es, als würden die Grosshirnbläschen nach vorne und hinten von dieser queren Achse stärker wachsen.

Beer führt die *Sylvi*'sche Furche auf eine Einknickung der Hemisphärenwand zurück, durch welche das beweglichere hintere Ende der Grosshirnblase, der späteren Temporal- und Occipitallappen, näher an das mit dem Hirnstamme fester verbundene frontale Ende gerückt werden. An menschlichen Gehirnen aus dem dritten und vierten Fötalmonate fand er in der Verlängerung der *Sylvi*'schen Grube eine längliche Furche bis nahezu an die mediale

Kante der Hemisphäre reichen, welche wegen des Schleimgewebes in der Umgebung der Rindengefässe an dem mit den Meningen bedeckten Gehirn nur als schattenhafter Contour, nach dem Entfernen der Meningen aber als tiefe, die Hemisphäre in zwei Lappen theilende rinnenförmige Einsenkung hervortritt.

Beim Menschen wächst der hintere Theil der Hemisphärenbläschen so bedeutend, dass er im sechsten Monate der embryonalen Entwicklung das Mittelhirn, welches früher am stärksten vorragte, ganz überdeckt; im dritten Monate der embryonalen Entwicklung des Menschen bedeckt der hintere Theil der Hemisphärenbläschen erst die Thalami optici.

Fig. 159.



Gehirn eines sechsmonatlichen menschlichen Embryos, nach *Kölliker*.

Nach vorne von der *Sylvi*'schen Furche ragen die Hemisphärenbläschen kolbenartig hervor und bilden die beiden Frontallappen mit dem Lobus olfactorius. Der hintere Abschnitt bildet den Occipitallappen.

Die *Sylvi*'sche Furche ist anfangs flach, später vertieft sie sich, und dabei wird der Seitentheil und Basaltheil des Bläschens, nach *His* nur der Basaltheil, nach innen zu gegen die Höhle, den späteren Seitenventrikel, verdickt und dadurch die Anlage zu den grossen Ganglien des Grosshirns (Streifenhügel, Linsenkern und Vormauer) gebildet. Dieser Theil wird als der Stammtheil der Grosshirnhemisphäre (Hirnstamm und Stammganglien) bezeichnet. Nach der Oberfläche zu wird diesem Stammtheile entsprechend in der *Sylvi*'schen Grube die Insula Reilii angelegt, welcher bei flacher *Sylvi*'scher Grube in jüngeren Stadien der Entwicklung freiliegt, später aber bei der Vertiefung der Fossa Sylvii nach aussen verdeckt wird. Der an der Basis nach hinten von der Fossa Sylvii liegende Theil des Gehirns wird zum Schläfelappen, während der aufsteigende Theil an der Decke zum Scheitellappen wird.

Das Stammganglion (Corpus striatum) wird beim menschlichen Embryo schon im vierten Monate von Nervenfasern aus dem Vorderhirn durchzogen. Dadurch wird das Stammganglion in zwei Abschnitte gespalten, von denen der vordere als Nucleus lentiformis und der rückwärtige als Nucleus caudatus bezeichnet wird; die sie trennenden Nervenfasern bilden die Capsula interna. Der Nucleus caudatus ragt frei in den Ventrikel hinein, anfangs auch der Nucleus lentiformis. Später aber wird die Spalte zwischen dem Nucleus lentiformis und der Wand der Hemisphäre verengert und schwindet endlich ganz; doch kann man noch beim Erwachsenen die Hemisphärenwand ohne Zerreissung von Fasern vom äusseren Rande des Linsenkerns abheben; die zwischen der Hemisphärenwand und dem Linsenkern während des Embryonallebens bestehende Spalte gibt auch beim Erwachsenen ein Punctum minoris resistentiae ab, so dass an dieser Stelle sehr leicht Hirnblutungen erfolgen können.

In dem Entwicklungsgange der äusseren Form des Grosshirns des Menschen zeigen sich manche Stadien, welche verschiedenen bleibenden Formen bei höheren Thieren ähnlich sind. So sieht man bei den Fischen, Amphibien und Vögeln die Vierhügel ganz frei, bei den Säugethieren theilweise von den Hemisphären bedeckt und erst beim Menschen vollständig bedeckt.

An den einander zugekehrten Flächen der Ventrikelwand bildet sich die Ammonsfurche (Fissura Hippocampi oder Bogenfurche), welche gleichfalls eine vorspringende Falte gegen den Ventrikelraum bildet; der unterhalb der Bogenfurche befindliche Rest der bei der Bildung der Hirnsichel eingestülpten Wandung der Decke wird zum bedeckenden Epithel der Gefässe, welche längs der Hirnsichel in die Seitenkammern ziehen und den Plexus chorioideus lateralis bilden. Die Hirnwand erscheint zu einer Epithellage verdünnt, gegen das Innere der Höhle hin eingestülpt und zieht durch das Foramen Monroi in die Seitenventrikel hinein (Adergeflechtsfalte, Fissura chorioidea). Beide Falten fassen den Pes hippocampi (Ammonshorn) zwischen sich, welcher durch die Verdickung der die Ammonsfurche begrenzenden Wand entsteht.

Die Seitenventrikelhöhlungen werden durch die Verdickung der Wandung und durch eine Verschmelzung des Ganglienhügels mit der seitlichen Wand des Zwischenhirns in ihrem Raume verkleinert. An dieser Verschmelzungsstelle treten auch die Leitungs-

bahnen der Grosshirnschenkel zur Gehirnrinde, um den Stabfaserkranz zu bilden, und der Sehhügel tritt an die innere Seite des Streifenhügels. Somit kommen die Stabkranzfasern früher zur Entwicklung als das Corpus callosum (*Mihalkovics*). Das Foramen Monroi wird nun kleiner. In Folge dieser Umgestaltung des Hohlraumes der Seitenventrikel zeigt sich in der Seitenkammer nur das Vorderhorn und das Unterhorn, während das Hinterhorn, dessen Entwicklung mit der Bildung des Occipitallappens einhergeht, erst später erscheint. Bis zum fünften Monate ist bei dem Menschen diese Ausbildung vollzogen.

Bezüglich der Verkleinerung des Foramen Monroi weist *Mihalkovics* darauf hin, dass die Verengerung des Foramen Monroi während der Entwicklung der Stammganglien von unten durch den Kopf des Streifenhügels, von hinten durch den vorderen Theil des Sehhügels erfolge und in Folge dessen das bleibende Foramen Monroi nur den vorderen oberen Theil des ursprünglichen Foramens darstelle.

Beim Fortschreiten der Entwicklung tritt durch Ausbildung von Fasern (beim Menschen etwa im dritten Embryonalmonate) eine Verwachsung der beiden Hemisphärenhälften mit einander auf, welche die Ausbildung des Corpus callosum vorbereitet und erst im sechsten Monate ihren Abschluss erhält. In früheren Entwicklungsstadien bestand eine Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen nur durch die Lamina terminalis (embryonale Schlussplatte), die jene Stelle ist, wo sich die Hemisphärenbläschen vom Zwischenhirn abgrenzen. Diese Stelle rückt späterhin in Folge der Vergrösserung der Stirnlappen nach vorne und kommt an die Gehirnbasis nach vorne vor dem Chiasma opticum zu liegen. Die Schlussplatte ist nach *Marchand* im dritten Fötalmonate beim Menschen verdickt; diese Verdickung verschwindet im vierten Monate, dagegen geht die Schlussplatte in dieser Periode an ihrem oberen Ende in eine rundliche Anschwellung über, welche als Verwachsungsstelle beider Hemisphären genau vor dem Foramen Monroi liegt, und welche *Marchand* für die erste Anlage des Balkens hält.

Die Ausbildung des Balkens erfolgt nicht seiner ganzen Länge nach zu gleicher Zeit; die Entwicklung schreitet von vorne nach rückwärts allmälig fort; zuerst bildet sich jener Theil des Balkens aus, der als Balkenknie bezeichnet wird; hinter dem Genu corporis

callosi liegen die vorderen Säulen des Fornix, welche das Septum pellucidum mit dem Ventriculus septi pellucidi enthalten; diese Höhlung im Septum stammt nicht von den angelegten Hohlräumen des Gehirns her, sondern ist ein Rest der sagittalen Spalte (Mantelspalte), durch welche die Grosshirnbläschen von einander getrennt werden; die medialen Wände der Hemisphärenbläschen verwachsen nämlich zwischen dem Balkenknie und dem vorderen Theile des Fornix nicht mit einander, bleiben zeitlebens ganz dünn und schliessen so zwischen sich einen Hohlraum ein.

Die Oberfläche der Grosshirnhemisphären ist am Anfang der Entwicklung, zur Zeit, da sich die unpaare Gehirnblase durch die primitive grosse Hirnsichel in zwei paarige Bläschen getheilt hat, durchwegs aus Zellen zusammengesetzt, deren innerste als auskleidende Elemente der Höhlung eine cylindrische Form besitzen. Von der Cylinderzellenschichte bleibt als einziger Rest jene Epithellage erhalten, welche den Plexus chorioideus überzieht; die übrigen Elemente der Gehirnblasenwandung bilden das Grundmaterial der verschiedenen Theile der Grosshirnhemisphären, indem sie sich um die Hohlräume der Hirnbläschen herum verdicken und weiter differenzieren. Diese Zellen zeigen im Verlauf des Entwicklungsganges verschiedene Formänderungen; ein Theil derselben wird spindelförmig in die Länge gezogen, ihr Protoplasma wird feinkörnig, mit einem erhöhten Brechungsvermögen, und nimmt bei Carminfärbung den Farbstoff schwächer auf; bald verschmelzen diese Zellen mit einander und geben der Oberfläche des Gehirns ein feinfaseriges Gefüge, so dass man längs der ganzen Oberfläche der einzelnen Abschnitte des Gehirns eine weisse, feinfaserige, öfter netzartig angeordnete Masse findet, welche offenbar marklosen Nervenfasern entsprechen und bald mehr, bald weniger dichte Lager bilden.

Eine zweite Art der Zellen behält die Tinctionsfähigkeit bei, das Protoplasma vergrössert sich, die Zellen bekommen Fortsätze und lagern sich bald zu einer zusammenhängenden Schichte in der Gehirnrinde; sie geben das Material, aus dem die verschiedenen Schichten der Gehirnrinde entstehen; erst beim weiteren Wachsen der Gehirnoberfläche rücken diese Zellenlager auseinander, werden in der Nervenmasse vertheilt und bilden auf diese Weise die Gehirnrinde.

In diesem Entwicklungsstadium, das etwa dem fünften Embryonalmonate entspricht, erscheint die Gehirnrinde schon von der

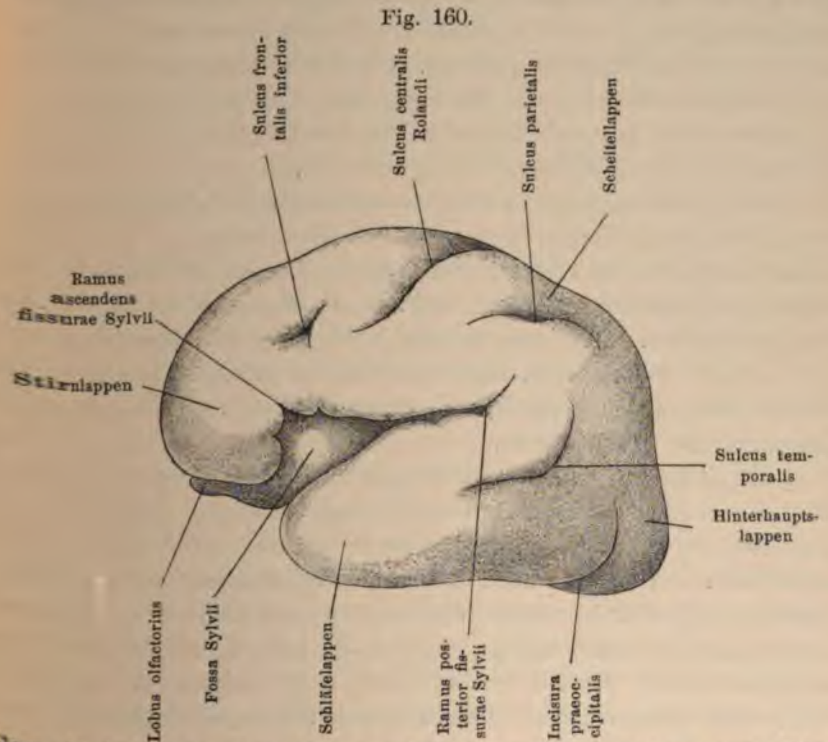
Marksubstanz getrennt; an der Oberfläche des Gehirns lassen sich noch keine Windungen unterscheiden. Die oben beschriebenen Fissuren (Totalfurchen) bildeten sich dadurch aus, dass die ganze Gehirnwandung eingestülpt wurde; weiterhin treten Furchen (Sulci) auf, welche nicht mehr durch die ganze embryonale Gehirnwandung, sondern nur durch einen Theil der Gehirnrinde greifen und die Primärfurchen (Hauptfurchen) darstellen; die weiteren secundären und tertiären Furchen (Rindenfurchen) greifen noch weniger tief.

Auf der Oberfläche des Gehirns zeigen sich nach *Cunningham* in der achten und neunten Woche des Embryonallebens einige Furchen und Windungen, welche Faltenbildungen der Hemisphärenwandungen entsprechen; sie ziehen vorzugsweise an der Innenseite von der Bogenfurche radiär gegen die Peripherie; sie scheinen dadurch zu entstehen, dass während des Entwicklungsganges die ektodermalen Elemente des Gehirns einem stärkeren Wachsthum als die mesodermalen, das Gehirn umschliessenden Elemente der Schädelkapsel unterliegen. *Beer* sah an Gehirnen aus der 13.—14. Woche des menschlichen Fötallebens ein System von sehr kleinen seichten Furchen und Windungen, welche an der convexen Hemisphärenfläche besonders im Occipitaltheile, an der medialen Fläche auch mehr nach vorne ausgeprägt waren. Die Gehirnoberfläche wird dann wieder glatt; die eben beschriebenen Furchen sind nur transitorisch, da sich im Anfang des fünften Monates in Folge einer Zunahme der Fasermasse der Hirnwand die Missverhältnisse zwischen Wachsthum des Gehirns und der Schädelhöhle ausgeglichen haben. Die bleibenden Furchen und Windungen erscheinen erst am Ende des fünften und im Anfange des sechsten Monates.

Die Ammonsfurche theilt sich an ihrem hinteren Ende in zwei Aeste, welche beide Faltungen der Gehirnwand entsprechen; der eine der beiden Aeste wird zur Fissura calcarina, der andere Ast, der meist etwas später (zu Beginn des vierten Monates) erscheint, zur Fissura parietooccipitalis. Der Ammonsfurche entspricht eine innere Leiste, welche denselben gebogenen Verlauf nimmt; der dem Hauptheil der Furche entsprechende Abschnitt der Leiste wird zum Ammonshorn (Pes hippocampi maior), der dem Aste der Furche, der Fissura calcarina entsprechende Abschnitt der Leiste wird

zum Calcar avis (Pes hippocampi minor). Der unterhalb der Leiste liegende Streifen der Hemisphärenwand wird nach *F. Schmidt* als Randbogen (Gyrus arcuatus) bezeichnet. Wenn sich das Corpus callosum entwickelt, so nimmt es allmälig den unter der Ammonsfurche gelegenen Raum ein, so dass der grösste Theil des

Fig. 160.



Grosshirnhemisphäre eines siebenmonatlichen menschlichen Embryos, nach *Ecker*.

Randbogens verschwindet, und dass beim sechsmonatlichen Embryo des Menschen von der Ammonsfurche nur mehr ein kleiner Rest als Sulcus callosomarginalis übrig ist. Der zwischen diesem und dem Balken liegende Hemisphärentheil wird zum Gyrus fornicatus. Jener Theil des Randbogens, der unmittelbar hinter dem Corpus callosum gelegen ist, bildet nach *Mihalkovics* in der ersten Hälfte des fünften Monates an der Oberfläche kleine Querleisten und wird dadurch zur Fascia dentata; das hakenförmig gekrümmte hintere Ende des Randbogens zum Gyrus uncinatus.

Während des siebenten Embryonalmonates geht die Fissura parietooccipitalis über die mediale Hemisphärenwand hinaus auch auf die äussere Wand der Hemisphäre und bildet dann die Grenze zwischen dem Scheitellappen und dem Hinterhauptlappen.

Nach *Cunningham* ist in der Bildung der queren transitorischen Falten der Aussenseite und dem damit zusammenhängenden stärkeren Längenwachsthum der Hirnwand eine Vorbereitung zur Entwicklung des Occipitallappens gegeben. Die Radiärfalten an der Innenseite hängen nach *Anton* mit der Ausbildung des Balkens zusammen; sie verstreichen mit dem Fortschreiten der Balkenentwicklung und bleiben beim Mangel eines Balkens bestehen.

Die *Sylvi*'sche Grube zeigt während des Entwicklungsganges eine Reihe von Veränderungen; sie ist beim Menschen im vierten Monate noch offen, im sechsten und siebenten Monate schliesst sich der hintere Ast, während im achten und neunten Monate der vordere Ast geschlossen wird. Im zehnten Monate ist die ganze Spalte geschlossen.

An der äusseren Oberfläche des Gehirns entsteht die Centralfurche, durch welche die Hemisphäre in eine vordere und eine hintere Fläche getheilt wird.

Im siebenten und achten Monate treten die übrigen Furchen und Windungen an der äusseren Oberfläche des Gehirns auf (Fig. 160); im neunten Monate sind die Hauptfurchen und Windungen ausgebildet. Der Verlauf der Furchen und Windungen in der Anlage erscheint bogenförmig um die *Sylvi*'sche Spalte angeordnet. Durch manche Entwicklungsvorgänge verlieren diese Furchen ihre Ordnung, besonders gegen den Hinterhauptstheil des Gehirns zu. An den Stellen, an denen sich die Furchen zeigen, treten gewöhnlich an der Oberfläche des Gehirns aus dem reichen Gefässnetze Aeste in die Tiefe; einige Furchen sind wahrscheinlich durch die grösseren Gefässe, welche in sie hineinziehen, veranlasst. Nach *Seitz* werden die Furchen zwar nicht durch die Arterien an sich, aber durch die Fortsätze der Pia mater mit ihren Gefässen geschaffen; *Seitz* bezeichnet die Furchen wegen des geschichtlichen Zusammenhanges mit den Gefässen als Nährschlitze.

Rüdinger und *Mingazzini* fanden bei Embryonen und Neugeborenen Unterschiede in den Gehirnwindungen bei verschiedenem Geschlechte. Vom siebenten Monate an zeigt das Gehirn des männlichen Embryos auf der rechten Seite eine grössere Anzahl von Frontalfurchen und

auf der linken Seite eine stärkere Entwicklung des Lobus parieto-occipitalis als das Gehirn des weiblichen Fötus.

Nach *Jelgersma* steht die Entwicklung der Hirnwindungen mit dem Einflusse der Schädelkapsel nicht im Zusammenhang; er führt die Entstehung der Windungen auf eine Differenz zwischen der Rinde und der Fasermasse zurück, indem die Rinde stärker wachse als die darunter liegende Fasermasse, so dass sich die Rinde in Falten legen müsse; erst wenn sich die Markscheiden der Nervenfasern zu entwickeln beginnen, gleicht sich das Missverhältnis aus, und es erfolgt trotz des weiterschreitenden Wachsthums des Gehirns keine Vermehrung der Furchen. Nach *Schnopfhagen* werden die Furchen dadurch gebildet, dass die Nervenfasern die Theile, zwischen denen sie auswachsen, aus einander treiben. Die Stabkranzfasern, die ihre festen Punkte (Anfangspunkt und Endpunkt) am Streifenhügel und am Sehhügel haben, und die Balkenfasern, deren fester Punkt in der Mittelebene des Balkens liegt, treiben die von ihnen versorgten Rindenbezirke peripheriewärts. *Schnopfhagen* nimmt weiterhin an, dass die Bezirke der späteren Windungen am glatten Gehirn bereits vorgebildet sind; durch die Ausbildung der die Windungsbezirke verbindenden Associationsfasern, deren fixe Punkte unterhalb der Grenzen zwischen den Windungsbezirken liegen, werden die Mitten der Windungsbezirke aus einander getrieben und emporgehoben, während die Feldergrenzen als Furchen in der Tiefe bleiben.

Das Mittelhirn stellt sich bei den niederen Wirbelthieren als eine anfangs unpaare Blase dar, die eine sehr geräumige Höhle besitzt; bei den höheren Wirbelthieren nimmt die Mittelhirnblase an Grösse ab, bis sie endlich zum schmalen Aquaeductus Sylvii umgestaltet wird. Beim Axolotl bleibt nach *Stieda* das Mittelhirn ziemlich unverändert. Bei den Elasmobranchiern verdicken sich die Seitentheile und der Boden der Mittelhirnblase; die Verdickung des Bodens entspricht den späteren Hirnschenkeln. Durch eine seichte Einschnürung an der Decke der Mittelhirnblase entstehen zwei Abschnitte. Bei den Knochenfischen bildet sich ein Paar Längswülste, die am Dache des Mittelhirns ihre ersten Einfurchungen zeigen; dementsprechend entstehen am Boden zwei Anschwellungen (Tori semicirculares). Bei den Reptilien und Vögeln sind die Veränderungen des Mittelhirns ähnlich wie bei den Elasmobranchiern. Bei den Säugethieren gehen aus der Decke des Mittelhirns vier Hervor-

ragungen hervor, die Corpora quadrigemina, in die der Raum der Mittelhirnblase nicht hineinragt. Der Boden des Mittelhirns findet seine Begrenzung nach hinten in der Varolsbrücke.

Beim Menschen zeigt sich im dritten Monate eine Medianfurche an der Decke der Mittelhirnblase und im fünften Monate eine Frontalfurche, wodurch die Vierhügel nach aussen angedeutet sind.

Die Hinterhirn- und Nachhirnblase sind schon frühzeitig in ihrer Decke sehr verdünnt; die Decke dieser Gehirnblasen schwindet bis auf eine einzige Zellenlage (Deckplatte, Membrana tectoria). An der Deckplatte berühren sich, wie dies an Forellenembryonen deutlich wird, die Elemente des Centralnervensystems und das umgebende Ektoderm. Durch das anfängliche Fehlen der Elemente des mittleren Keimblattes zwischen beiden Lagen erklärt sich die Dünne der Deckplatte. Dadurch, dass die mesodermalen Elemente rückwärts fehlen und nur seitlich stärker ausgebildet sind, kann sich die Deckplatte ausdehnen (*Schenk, Shaw*). Die Elemente des Mesoderms wirken also auch hier bestimmend auf die Formen des Ektoderms ein (*Waldeyer, Schenk, Boll*).

Aus dem Boden des Hinterhirnbläschens geht die Varolsbrücke hervor, welche beim Menschen schon im vierten Monat ausgebildet ist; die seitlichen Theile der Hinterhirnblase werden zu den Pedunculi cerebelli ad pontem. Jener Theil der Hinterhirnblase, welcher an das Mittelhirn angrenzt, verdickt sich zu einem schmalen, querliegenden Streifen, der bald stärker wächst, kragenförmig die Deckplatte theilweise überragt und zum Kleinhirn wird. In der Mitte des Streifens entstehen die dem künftigen Wurm entsprechenden Furchen, welche auf die Seitentheile übergreifen und zu den Hemisphären des Kleinhirns werden. Bei den Elasmobranchiern wächst das Kleinhirn derart, dass es nach vorne zu über die Vierhügel und nach hinten zu über das verlängerte Mark hinüberragt; von oben betrachtet, zeigt es eine mediane Einschnürung und von dem Hohlraume aus betrachtet seitliche Einstülpungen. Nach vorne hängt es mit dem Dache des Mittelhirns durch eine dünne Membran (Velum medullare anterius) zusammen.

Aus dem letzten Abschnitte der Gehirnblasen, der Nachhirnblase, bildet sich die Medulla oblongata, indem die Seitentheile und der Bodentheil dicker werden; die zelligen Elemente werden

theilweise zu den entsprechenden Ganglien umgebildet; ein anderer Theil gestaltet sich zu Faserzügen, welche sich zu denjenigen, die vom Kleinhirn und Grosshirn kommen, gesellen. Die Decke der Höhle wird zu einem einzelligen Blatte und legt sich an die umgebenden Gebilde des Mesoderms an. Indem nun die umhüllenden mesodermalen Elemente faltig werden und Gefässe erhalten, ziehen sie als Plexus chorioideus ventriculi quarti unter Vorstülpung der Decke der Nachhirnblase in den Raum des vierten Ventrikels hinein. An der vorderen und unteren Seite der Nachhirnblase sieht man in späteren Stadien entsprechend der Fissura anterior des Rückenmarks eine Furche.

Beim Hühnchen findet sich an den Seiten der Nachhirnblase eine Anzahl seichter Einstülpungen. Bei den Elasmobranchiern treten im verlängerten Marke entsprechend den Nervenwurzeln des Vagus und Glossopharyngeus lappenartige Vorsprünge auf, wodurch anscheinend die Ursprungsstellen dieser Nerven schon während der Entwicklung von einander vollständig getrennt werden. Bei den Säugethieren treten, nachdem die Faserbildung einzelner Stränge deutlich angelegt ist, zuerst an der Ventralseite die Oliven und dann die Pyramiden auf.

Fig. 161.

Ausbreitung des Nervus olfactorius auf der Innenseite des Riechepithels eines Hühnerembryos am sechsten Tage der Entwicklung.

An der vordersten Region der Grosshirnhemisphäre findet sich eine Vorstülpung des Ventrikels nebst theilweiser Verdickung der Ventrikelwand, welche dem Riechlappen entspricht.

Beim Hühnchen sieht man am sechsten oder siebenten Tag eine starke locale Vermehrung der Gefässe, welche sich bei der Fortsetzung des Riechlappens in den Riechnerven längs desselben bald bis an die Schleimhautoberfläche fortsetzen. So kommt es, dass bei der weiteren Entwicklung des Riechorgans die Nervenfasern direct an die Terminalelemente heranziehen (Fig. 161); erst nach aussen von den Terminalelementen liegen die Gefässe (*Schenk*, *Preobraschensky*). Nach *His* und *Kölliker* entwickeln sich die Riechnerven nicht aus

den Riechlappen, sondern sie sollen aus dem Epithel der Geruchgrübchen entspringen und sich erst secundär mit dem Lobus olfactorius verbinden.

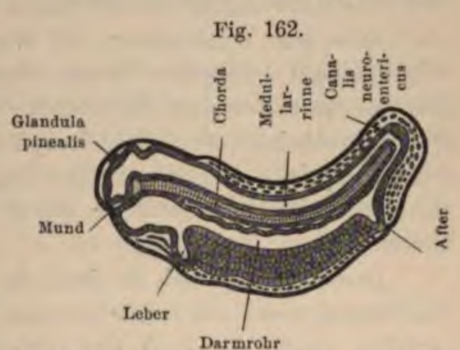
Bei den Elasmobranchiern gewinnt der Riechlappen eine ausserordentliche Grösse, bei den Vögeln sind die Riechlappen verhältnismässig klein, bei einigen Säugethieren sind sie stärker ausgebildet; beim Menschen stellt der Riechlappen einen besonders modificierten, umgewandelten Theil des vorderen und basalen Abschnittes des Grosshirnbläschens dar, erscheint aber immerhin noch in der fünften Woche als eine kleine, nach vorne gerichtete Ausstülpung.

Die Zwischenhirnblase (Diencephalon, Thalamencephalon) bildet den dritten Ventrikel und steht mit dem Hemisphärenbläschen, wie wir oben erwähnten, durch das Foramen interventriculare Monroi in Verbindung; nach hinten liegt die Grenze an dem Aquaeductus Sylvii.

Durch die seitliche Ausstülpung des Auges wird die untere Wandung, welche den Hohlraum des dritten Ventrikels anfangs verschliesst, abgehoben, so dass nun die untere Wandung vorübergehend geöffnet erscheint; durch diese Oeffnung kann man in die primäre Augenblase gelangen. Diese Oeffnung wird dann in späteren Stadien verschlossen, nur vorübergehend zeigt sie sich noch als kleiner, punktförmiger Rest. Aus der Wandung des dritten Ventrikels geht jederseits der Stiel des Sehnerven hervor, welcher mehr im vorderen Bereiche des Bodens liegt, während im hinteren Theile die untere Wandung zum Infundibulum wird. Zu beiden Seiten des Trichters verlaufen Commissurenfasern, welche eine Verbindung mit dem Grosshirn erhalten. Der vordere Abschnitt des Bodens, aus dem das Chiasma hervorgeht, erleidet Veränderungen, die sich kurz in folgender Weise zusammenfassen lassen: Die untere Wandung des Ventrikels schliesst sich durch die gegenseitige Annäherung der freien Ränder an der unteren Ventrikelöffnung; durch diese Verschliessung hört die Communication der Ventrikelhöhlung mit den Hohlräumen der Opticusstiele auf; die Stiele schnüren sich von dem dritten Ventrikel ab und lagern sich theilweise an die untere neugeschaffene Wandung des Ventrikels an. Bei Fischen zeigen sich bald an der ganzen Oberfläche der Zwischenhirnblase Nervenfasern, welche mit der Oberfläche parallel ziehen; besonders deutlich ist dies an den Seiten zu sehen. Dadurch nun, dass an der Ab-

schnürungsstelle der Opticusstiele von dem Ventrikel die Nervenfasern über diese Abschnürung von beiden Seiten hinüberziehen, und dadurch, dass sich die am Boden des dritten Ventrikels liegenden Zellen, welche der Wandung des Stieles angehören, verlängern und gegen einander wachsen, entsteht eine Kreuzung, welche man als Chiasma nervi optici bezeichnet (*Schenk*, *Radwaner*). Die cubischen Zellen des Opticusstieles, die nicht zu Opticusfasern umgewandelt werden, sondern neben ihnen liegen, persistieren einige Zeit neben den Nervenfasern; sie werden nach *Schwalbe*, *Key* und *Retzius* zu einer auskleidenden Membran um den Opticuslymphraum. Der Sehnerv wird dadurch, dass sich neben seinen Nervenfasern noch Zellen finden, dicker als der Tractus opticus.

Fig. 162.



Längsschnitt durch einen Embryo von Bombinator igneus, nach *Goette*.

Bei den Knochenfischen kommen die Lobi inferiores zu beiden Seiten des Trichters zur Entwicklung, während bei den Vögeln, Reptilien und Amphibien die untere Hälfte des Trichters verkümmert und sich zu einem kleinen, fingerförmigen Fortsatz (Processus infundibuli) umgestaltet. Bei den Säugethieren und beim Menschen wird der hintere Theil des Infundibulums zu den Corpora mamillaria; ein Theil der Hinterwand des Infundibulums wird zum Tuber cinereum. Das Dach des Ventrikels verdünnt sich und ein Theil desselben wird zur einzelligen Bedeckung der Tela chorioidea, indem hier die Gefässe in die mittlere Kammer hineinziehen; ferner bilden sich im Dache hinter der Zirbeldrüse bei Elasmobranchiern und bei Säugethieren Commissurenfasern aus, die zur Verbindung der beiden Sehhügel dienen.

Zwischen der eingestülpten Stelle des Daches, welche die Tela chorioidea zu bilden hat, und dem hinteren Theile des Daches, der zur Bildung der Commissurenfasern beiträgt, erhebt sich nach *Goette* und *Mihalkovics* zur Zeit, da die Gehirnkrümmungen schon deutlich ausgebildet sind (nach *His* in der fünften Woche beim Menschen),

eine zur Bildung der Zirbeldrüse dienende Falte, welche aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt ist, wie die Wandung des Nervensystems; bei den niederen Wirbelthieren (Fig. 162) sieht sie nach vorne, bei den Säugethieren nach rückwärts. Aus dieser Falte bildet sich bei manchen Thieren im Foramen parietale ein bläschenförmiges Gebilde, welches durch einen hohlen Stiel mit der Zwischenhirndecke verbunden ist und von Flimmerepithel ausgekleidet wird; bei einigen Wirbelthieren (Eidechse, Blindschleiche) zeigt das aus der Falte hervorgehende Organ einen dem Auge ähnlichen Bau und wird deshalb als rudimentäres drittes Auge betrachtet (Partialauge oder Parietalorgan); manche Autoren wollen in diesem Gebilde ein Organ zur Empfindung der Wärme finden. Bei den höheren Wirbelthieren schnüren sich aus dieser Falte einige Hohlräume ab, die von mesodermalen Elementen umgeben werden; in späteren Stadien erscheinen sie oft von lymphoiden Zellen erfüllt. Bei Bombinator entspricht nach *Goette* ihre Lage dem vorderen Neuroporus, also jener Stelle, an welcher die Medullarrinne am längsten offen bleibt.

Dadurch, dass sich an das Infundibulum eine blindsackförmige Ausstülpung des Vorderdarmes anlegt, bildet sich die Hypophysis cerebri, welche demnach aus zweierlei Elementen, aus Elementen des Centralnervensystems und aus Elementen der Darmhöhle, besteht; dies drückt sich auch noch im erwachsenen Stadium in der histologischen Differenz zwischen dem vorderen und dem hinteren Antheil der Hypophysis aus. Nach *Mihalkovics* legt sich nämlich in einem frühen Stadium, in dem die Krümmungen des Gehirns bereits ausgebildet sind, die oberste Partie des Darmes (Vorderdarm) an die Gehirnbasis an; von der Kuppe der Darmkrümmung schnürt sich beim Hühnchen am vierten Tage der Bebrütung, beim Menschen in der vierten Woche, in Folge des Andrängens der umgebenden bindegewebigen Elemente eine blindsackförmige Tasche ab (Hypophysentasche oder *Rathke*'sche Tasche), die anfangs noch durch einen Gang mit der Mundhöhle in Verbindung steht (Hypophysengang) und sich mit der hinteren Wand an das Infundibulum des Gehirns so anlegt, dass diese hintere Wand nach vorne eingestülpt wird. In der zweiten Hälfte des zweiten Monates (beim Menschen) entstehen nun Schläuche von der Oberfläche des Säckchens in das umgebende Gewebe, die von blutgefässreichem Bindegewebe um-

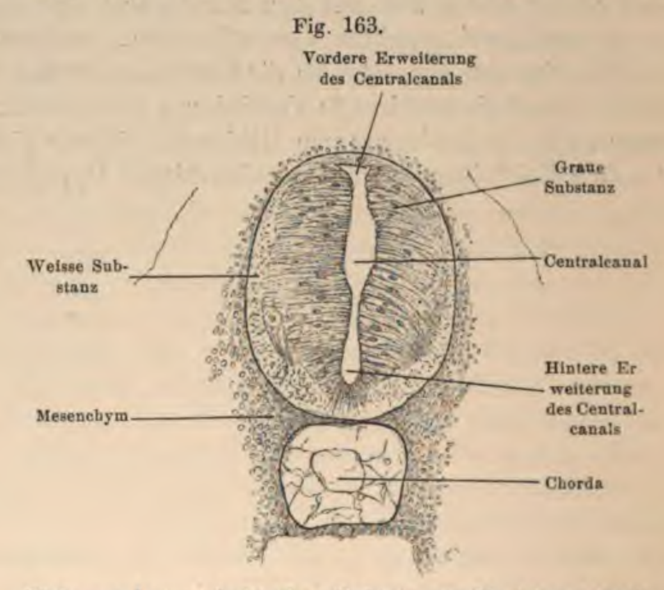
hüllt werden (Hypophysenschläuche), so dass das ganze Säckchen endlich in eine Anzahl kleiner, gewundener Schläuche umgestaltet wird. Die Zellen des Trichterendes, welches mit diesem Gebilde durch Bindegewebe in innige Verbindung tritt, nehmen bei den höheren Wirbelthieren eine Spindelgestalt an, während sich bei den niederen Wirbelthieren Ganglienzellen und Nervenfasern entwickeln. Die Hypophysis entspricht demnach jener Stelle, an der bei der Bildung des Darmes die drei Keimblätter aneinander zu liegen kommen. Während im Anfang der Entwicklung der Hypophysis nur ektodermale und entodermale Elemente verwendet werden, betheiligen sich im Laufe des Entwicklungsganges alle drei Keimblätter.

Nach *Gaupp* bilden sich aus dem Mundepithel eine grössere Mittelknospe und zwei längliche Lateralknospen, wodurch eine dreifache Hypophysenanlage entsteht; die Mittelknospe tritt mit dem Infundibulum des Zwischenhirns in Verbindung; die Lateralknospen gehen zwar auch eine Beziehung zum Gehirn ein, sie lösen sich aber bald als solide Epithelkörper von der eigentlichen Hypophyse los.

Das Rückenmark.

Wenn sich das Rückenmark zu einem Rohre abgeschloss
hat, so gehen in dem Lumen, welches anfangs verhältnismäs

Fig. 163.

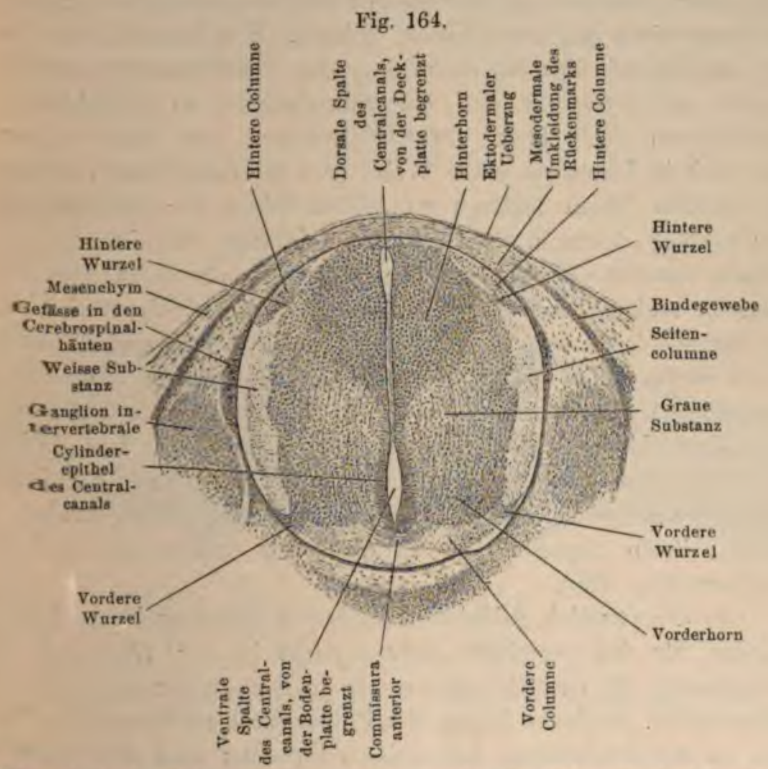


Rückenmarksquerschnitt eines Embryos von Mustelus vulgaris.

weit ist, in dem Laufe der Entwicklung verschiedene Veränderun
vor, die mit der Ausbildung der Seitenwand zusammenhängen. I
Hohlraum wird zuerst spaltförmig; dieser Spalt entspricht aber ni
in seiner ganzen Ausdehnung dem künftigen Canalis centralis r
dullae spinalis, denn in ihm lassen sich nach *Löwe* drei Abschnitte un
scheiden (Fig. 163): ein ventraler Theil, eine centrale Mittelausweit
und ein dorsaler Theil; nur der vorderste ventrale Theil wird z

Centralcanal, während der übrige Theil des Canals in Folge einer Verklebung der Epithelzellen verschwindet (Fig. 164). Das Wachsthum des Rückenmarks erfolgt namentlich in den seitlichen Abschnitten, in dessen Elementen Mitosen auftreten, welche zu einer Verdickung der Seitentheile des Rückenmarks führen; die Erweiterung des Centralcanals trennt

Fig. 164.



Querschnitt durch das Rückenmark eines zweiwöchentlichen Kaninchenembryos.

die seitlichen Verdickungen in eine kleine dorsale und eine grosse ventrale; erstere wird nach *His* als Flügelplatte, letztere als Grundplatte bezeichnet. Die Flügelplatten der beiden Seiten stehen durch die Deckplatten, die Grundplatten durch die Bodenplatten mit einander in Verbindung. Demnach lassen sich am embryonalen Rückenmark sechs longitudinale Zonen unterscheiden: die Deckplatte, zwei Flügelplatten (dorsale Zonen nach *Minot*), zwei Grundplatten (ventrale Zonen) und die Bodenplatte.

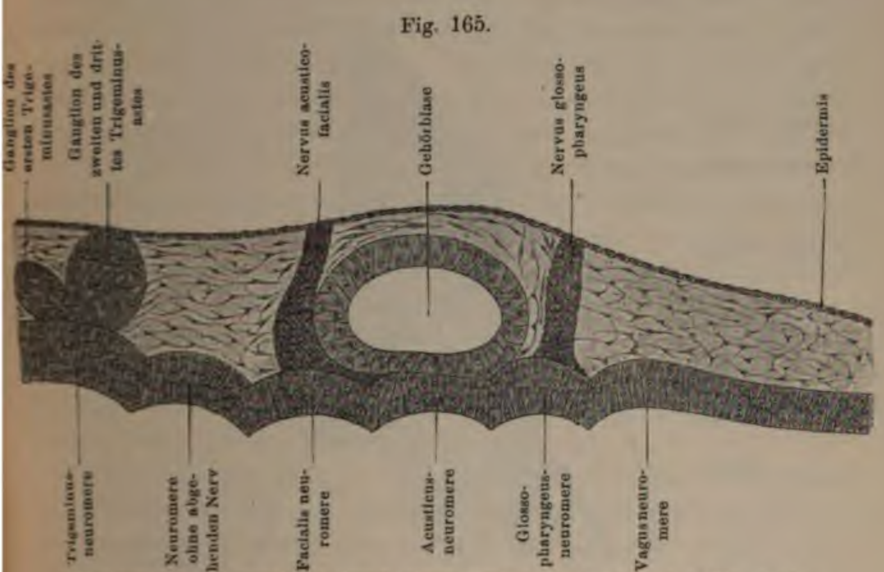
An einzelnen Stellen des Rohres entstehen in paariger Weise zu beiden Seiten Hervorragungen, welche in die das Rückenmark umgebenden Elemente hineinreichen. Der gleiche Vorgang findet auch an den Hirnblasen statt. Mit diesem Verschieben der Elemente aus der Wandung des Nervensystems in die Peripherie ist die erste Anlage der Ganglien und Nerven des Cerebrospinalsystems und der des Sympathicus gegeben (*Hensen*, *Schenk*). Man kann diesen Vorgang im Verlaufe des N. trigeminus, des gemeinsam verlaufenden Facialis und Acusticus und der Spinalnerven an verschiedenen Wirbelthieren beobachten. Das Rückenmark von Bufo cinereus eignet sich in besonders guter Weise zum Studium dieser Vorgänge. Die Ganglien bilden anfangs zu beiden Seiten der Medullarrinne einen Strang; dadurch, dass die beiden Stränge mit einander verwachsen, entsteht eine unpaare Ganglienleiste dorsal vom Medullarrohr und schliesst es ab; im Laufe der Entwicklung wird aber diese Ganglienleiste vom Medullarrohr abgedrängt und zerfällt wieder in zwei Stränge, die neben dem Medullarrohre liegen. Aus dieser Ganglienleiste entstehen nach *His* die Riechgrube neben dem secundären Vorderhirn, die Trigeminusganglien neben dem Mittel- und Vorderhirn und die Ganglien des Acusticus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus neben dem Nachhirn, sowie die zwischen ihnen liegende Gehörgrube und endlich die Spinalganglien (Fig. 165).

Die ursprünglich gebildete Zellenmasse bildet nach Abgabe der Ganglien für das periphere Nervensystem in der Wandung des Rückenmarks die Ganglienzellenmasse in der grauen Substanz des Rückenmarks. Anfangs liegen die Zellen dicht aneinander; später, wenn es zur Ausbildung der weissen Substanz und der Nervenfasern im Gebiete des Rückenmarks gekommen ist, werden diese Ganglienzellen ebenso wie die Ganglienzellen der Hirnrinde mehr oder weniger auseinandergedrängt und zu Gruppen geordnet. Die weisse Substanz im Rückenmarke entsteht dadurch, dass sich auf der Oberfläche des Rückenmarks eine Anzahl von Zellen verlängern, feinkörnig werden und marklose Fasern darstellen. Die marklosen Fasern sind anfangs die einzige Nervenart, welche in dem Rückenmark zur Entwicklung gelangt. Sie entstehen aber nicht zu gleicher Zeit an der ganzen Oberfläche, sondern an der vorderen Seite stärker als an der Hinterseite; allmälig bilden sie sich in dem ganzen Um-

fange aus. Die Fasern zeigen vielfach kleinere oder grössere Anschwellungen; nach *Kölliker* treten besonders an den Abgangsstellen von Aesten dreieckige kleine Anschwellungen auf. Die weisse Substanz ist aber gegenüber der grauen Substanz schwach ausgebildet. In der grauen Substanz reichen die aneinander stossenden Ganglienzellen bis an die Epithelauskleidung des Centralcanals.

Bald tritt eine Verdickung der weissen Substanz durch eine Vermehrung der Fasern auf; zugleich treten zarte Gefässfäden und

Fig. 165.

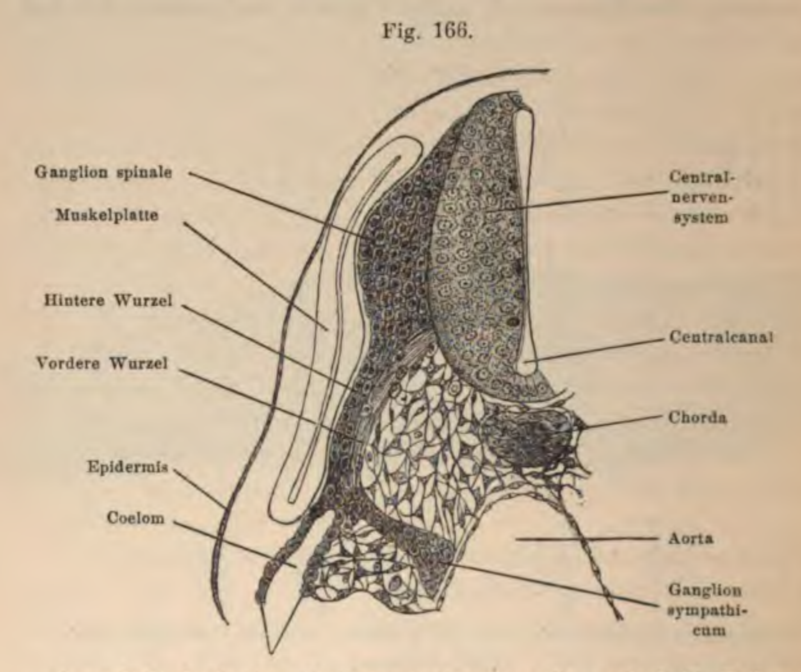


Horizontaler Längsschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis, nach *C. K. Hoffmann.*

mit ihnen auch Bindegewebe ihrer Adventitia von dem umgebenden Mesoderm in das Innere des Rückenmarks. Dann lassen sich die Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks und die durch die vorderen und hinteren Stränge gebildeten Fissuren (Sulcus longitudinalis anterior und posterior) leichter abgrenzen. Gleichzeitig bilden sich auch die Commissuren und der Rückenmarksquerschnitt zeigt bereits die Vorderhörner und die Hinterhörner. In dieser Zeit der Entwicklung erstrecken sich die Faserzüge als marklose Nervenfasern bis in die über das Rückenmark vorragenden Ganglien; die Ganglien entfernen sich vom Rückenmarke, bleiben

aber als Intervertebralganglien durch Nervenfäden mit dem Rückenmarke in Verbindung. Aus diesen verbindenden Nervenfäden werden die hinteren (sensiblen) Wurzeln (Fig. 166), indem sowohl vom Rückenmarke als von den Intervertebralganglien Faserzüge ausgehen, welche die ursprüngliche Verbindung verstärken (*Lenhossék* jun., *Kupffer*). Bei sechswöchentlichen Embryonen des Menschen ist bereits die Unterscheidung der grauen und der weissen Substanz deutlich; bei

Fig. 166.



Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis, nach *C. K. Hoffmann*.

einem zehnwöchentlichen menschlichen Embryo erscheint der Centr- canal verkleinert, die Vorder- und Hinterhörner sind angedeutet und die Spinalganglien stehen durch Nervenfäden mit dem Rücken- mark in Verbindung. Im dritten Monate des menschlichen Embryonlebens sind die Hals- und die Lendenanschwellung bereits entwickelt.

Die Verbreitung der Nervenfasern in der grauen Substanz tritt erst später auf; dann zeigen auch die Ganglienzellen eine Veränderung ihrer rundlichen Gestalt, indem sich Fortsätze bilden; unter

diesen Fortsätzen bildet sich der Achsencylinderfortsatz (Neurit) zuerst, während die Protoplasmafortsätze (Dendriten) erst später entstehen.

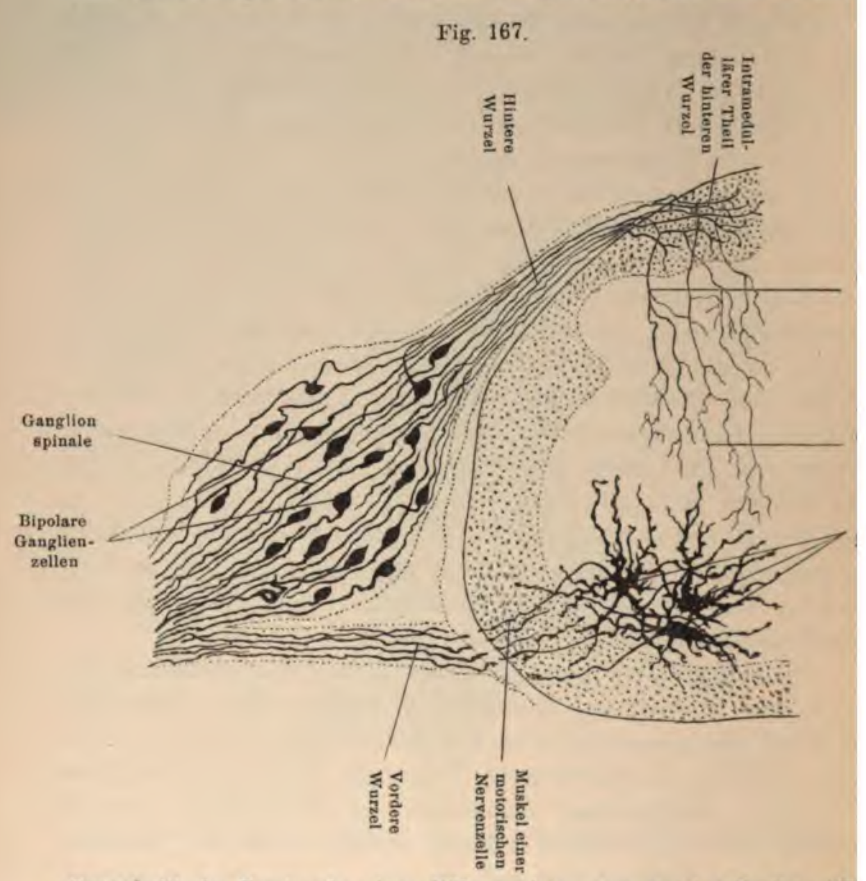
Die vom Rückenmark sich abzweigenden Nervenwurzeln gehen oben unter einem rechten Winkel vom Nervensystem ab, weiter unten wird der Winkel spitzer. Das Ende des Rückenmarks, das Filum terminale, befindet sich beim Menschen im dritten Monate in der Gegend des Steissbeins, im sechsten Monate in der Sacralgegend, zur Zeit der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels; in der ersten Zeit des Extrauterinlebens steigt das Ende des Rückenmarks scheinbar noch höher auf in die Gegend des ersten Lendenwirbels. Diese Lageveränderung des Rückenmarks rührt daher, dass die mesodermalen Elemente, welche das Rückenmark umgeben, jetzt stärker wachsen als die ektodermalen Elemente, von denen das Rückenmark gebildet wird. Dadurch wird der Wirbelcanal länger als das Rückenmark, und die Nervenwurzeln, welche anfangs quer gestanden waren, erhalten eine nach unten schiefe Richtung; das Filum terminale wird eben dadurch zu einigen Längszügen umgestaltet.

Die Substantia gelatinosa Rolandi stammt nach *His* aus eingewanderten Zellen, während *Corning* die gelatinöse Substanz für ein auf einer embryonalen Stufe zurückgebliebenes und deshalb nicht differenziertes Gewebe hält.

Die Nervenfasern in der grauen Substanz treten beim Kaninchen am 13. Tage deutlich auf, dieselben sind mehr in dem entsprechenden Theile der grauen Substanz der Vorderhörner zu sehen; in der grauen Substanz der Hinterhörner liegen die Elemente der Ganglienzellen noch dichtgedrängt aneinander; die Nervenfasern und die Fortsätze der Ganglienzellen nehmen weniger leicht die Tinctionsstoffe (Carmin, Hämatoxylin) auf, so dass die Theile mit Nervenfasern im Ganzen schwächer gefärbt erscheinen als jene Theile, welche nur wenig Fasern enthalten. Das gefärbte Rückenmark erscheint deshalb auf Querschnitten im vorderen Abschnitte lichter, im hinteren Abschnitt dunkler. In den Vorderhörnern werden die Ganglienzellen durch den Eintritt der Nervenfasern auseinandergehalten, während sie im Hinterhorn dicht aneinander liegen. Der Entwicklungsvorgang schreitet im Vorderhorn rascher fort als im Hinterhorn; daraus ergibt sich, dass die motorischen Bahnen früher als die sensiblen entstehen.

Wie bereits oben angeführt wurde, gehen nach *His* aus
Zellen der Mantelschichte die Neuroblasten hervor; sie ha
eine birnförmige Gestalt mit einem länglichen Kern, und ihr Zel

Fig. 167.



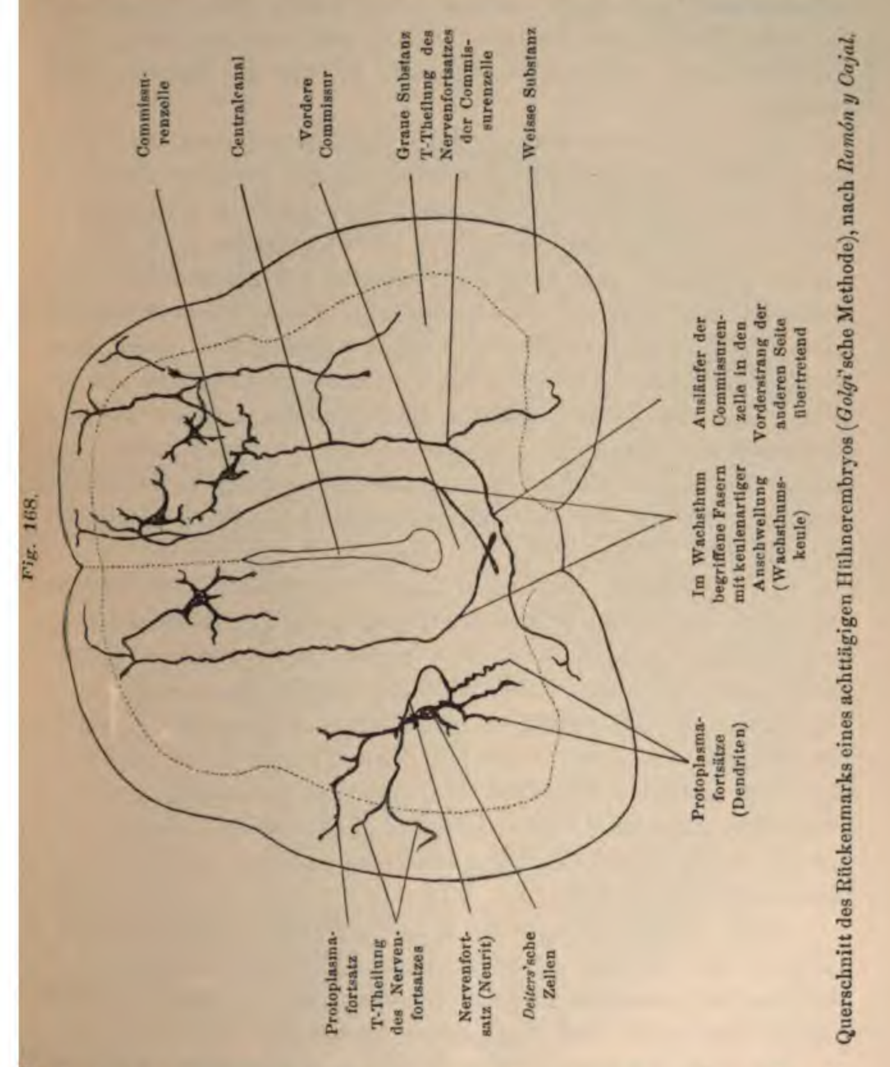
Querschnitt des Brustmarks eines Hühnerembryos vom neunten Bruttage (G
sche Methode), nach *Ramón y Cajal*.

leib verlängert sich zu einem Fortsatze, der eine fibrilläre Streif
erhält und von *His* als Achsenfaser bezeichnet wird.

An einzelnen Stellen des Marks sieht man nun die Achs
fasern mit einander convergieren, zuerst an der ventrolateralen Ka
des Marks, wo sich die vordere Wurzel ausbildet; die Achs
fasern durchbrechen die äussere Markschichte und dringen in
Myotom ein, begeben sich also, wie *His* hervorhebt, auf dem dir

testen Wege zu ihrem Endorgan; bei Embryonen von Pristiurus sah *His* das Eindringen der motorischen Nerven in das Myotom zu einer

Fig. 168.



Querschnitt des Rückenmarks eines achttägigen Hühnerembryos (*Golgi*'sche Methode), nach *Ramón y Cajal*.

Zeit, in der dieses noch aus cubischen Elementen besteht und noch keine Muskelzellen ausgebildet sind.

Nach *Ramón y Cajal* gehen alle Nervenzellen aus epithelialen Elementen hervor; er sucht dies besonders für die am frühesten

auftretenden Zellen der vorderen Wurzel Nervenfasern nachzuweisen, von denen beim Hühnchenembryo schon am dritten Tage Achsenfasern auswachsen sollen. Zur selben Zeit treten auch die ersten Fasern der hinteren Wurzel auf, und am vierten Tage sind motorische und sensible Wurzeln jenseits des Spinalganglions vereinigt.

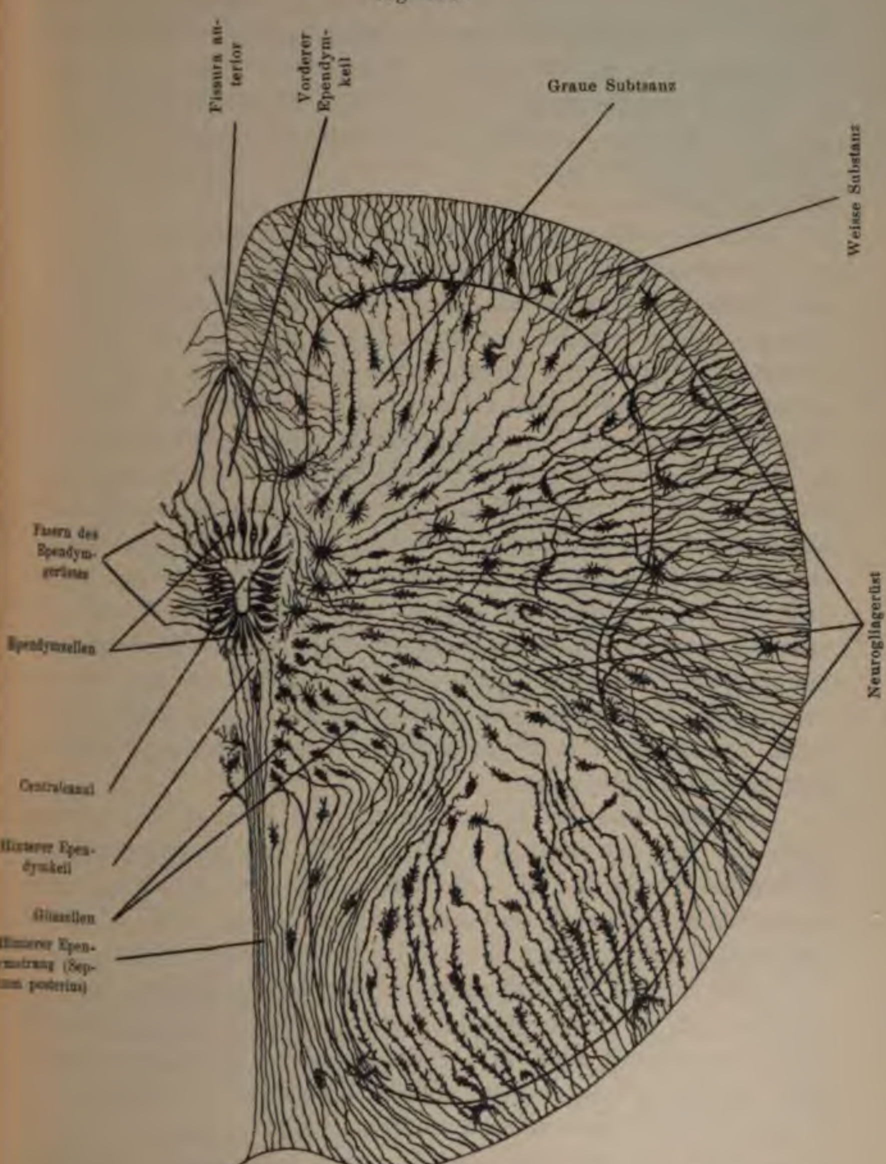
An den Nervenzellen des Marks kann man drei Arten unterscheiden, die motorischen Zellen, die Strangzellen und die Binnenzellen. Die motorischen Zellen gehen in die Fasern der motorischen Wurzeln über (Fig. 167), die Strangzellen in Fasern der weissen Substanz, und die Nervenfortsätze der Binnenzellen treten überhaupt nicht aus der grauen Substanz heraus. Unter den Strangzellen kann man nach *Ramón y Cajal* wieder zwei Arten unterscheiden (Fig. 168); bei der einen Art bleibt der Fortsatz auf derselben Seite des Marks, während die Zellen der anderen Art ihren Nervenfortsatz durch die Commissura alba auf die andere Seite senden (Commissurenzellen). Die Nervenfortsätze der Strangzellen können sich auch in eine aufsteigende und eine absteigende Faser spalten (T-Fasern).

Die Fortsätze der Ependymzellen laufen in der vorderen Commissur meridianartig und convergieren nach der Fissura anterior hin; dadurch wird der vordere (ventrale) Ependymkeil (*Retzius*) gebildet. Die hintersten Ependymzellen zeigen eine streng mediane Lage und eine dichtgedrängte bündelartige Anordnung; sie bilden den schmalen hinteren (dorsalen) Ependymkeil. Die dazwischen liegenden lateralen Ependymzellen strahlen radienartig gegen die Peripherie durch die weisse Substanz hindurch und endigen unter der Pia mater an der Membrana limitans externa mit kleinen Anschwellungen (Fig. 169).

Nach *Flechsig* erfolgt das Entstehen der weissen Substanz dadurch, dass die anfangs nackten Achsencylinder anatomisch und physiologisch zusammenhängender Faserstränge (Systeme) Mark erhalten und damit dem Auge weiss erscheinen.

In dem Rückenmarke von Embryonen fanden *Golgi* und *Ramón y Cajal* von den Längsfasern der weissen Substanz in allen Strängen des Rückenmarks Seitenäste ausgehen, welche sich in der grauen Substanz verästeln; man bezeichnet sie mit dem Namen der Collateralen; auch sie zeigen häufig Anschwellungen und enden

Fig. 169.



Rückenmark eines 14 *cm* langen menschlichen Embryos, nach *Golgi* behandelt, mit imprägnierter Neuroglia, nach *v. Lenhossék*.

alle mit feinen »Endbäumchen«, welche aus zahlreichen feinst varicösen Fäserchen bestehen, die Körper der Nervenzellen di umspinnen und an ihrem Ende feine Knöpfchen tragen; besond zahlreich sind diese Endigungen in den *Clarke*'schen Säulen.

Die weisse Commissur (Commissura alba) wird na *His* von Achsencylindern der dorsalen Neuroblasten der grau Substanz gebildet.

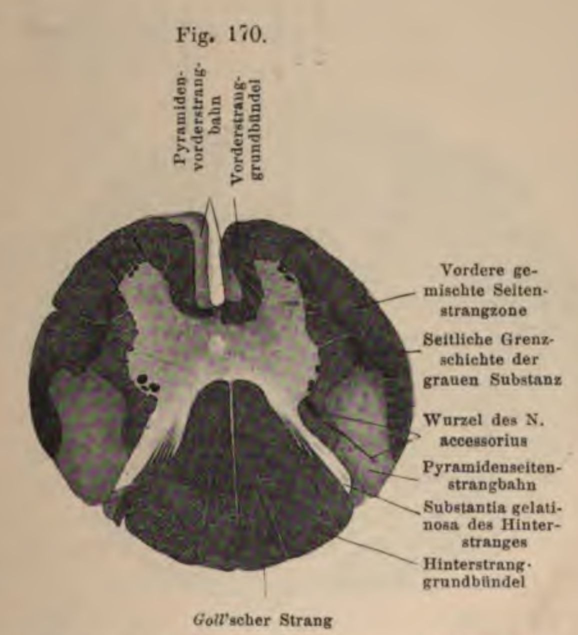
Von den Rückenmarkssträngen entsteht beim Mensch nach den grundlegenden Untersuchungen von *Flechsig* zuerst ein Th der Vorderstranggrundbündel und ein Theil der äusseren Hint stränge, welche beide bei vierwöchentlichen menschlichen Embryon bereits vorhanden sind. Darauf folgt die Entwicklung einer Fas gattung der vorderen gemischten Seitenstrangzone (sechswöchentlic Embryonen). Zu der Vorder-Seitenstranganlage gesellen sich weit die zweite Fasergattung der vorderen gemischten Zone, die seitlic Grenzschichte (achtwöchentliche Embryonen) und die directe Klei hirn-Seitenstrangbahn (neunte bis zehnte Woche), in der Hinterstran anlage die *Goll*'schen Stränge (Anfang des dritten Monates). Zulet mehrere Monate später als alle anderen (im fünften Monate), scheinen die Pyramidenbahnen. Gleichzeitig mit der Entstehung d betreffenden Theile der weissen Stränge entwickeln sich stets zugehörigen Faserbündel der grauen Substanz. Die Markscheide umhüllung erfolgt durchwegs erst vier Monate nach der Anlage d betreffenden Fasersystems.

Kölliker fand bei einem menschlichen Embryo von vier M naten nur folgende Stränge angelegt: von den Hintersträngen ventralsten Theile und die Lateralseite, die Grundbündel der ve tralen Stränge schwach und die Seitenstrangreste; seitlich und der ventralen Seite bilden diese Anlagen ein halbmondförmiges Fel das in der Gegend der Ausgangsstelle der dorsalen Hörner liegt, u mittelbar an die graue Substanz angrenzt und die Oberfläche d Marks, namentlich auch in der Gegend der Fissura ventralis fr lässt. Bei einem Embryo vom sechsten Monate fehlen die Pyramide bahnen, während alle anderen angelegt sind.

Unter den Strängen der Medulla oblongata entwicke sich beim Menschen zuerst die hinteren Längsbündel (vierte Woch dann die oberen Ausläufer der Keilstränge und die aufsteigend Trigeminuswurzeln (sechste Woche). Später entstehen die in d

Formatio reticularis eingelassenen Längsbündel, die inneren Abtheilungen der Kleinhirnstiele, die directen Kleinhirn-Seitenstrangbahnen, das Corpus trapezoideum, die Fasern der oberen Pyramidenkreuzung (zehnte Woche), die Schleifenschichte und die Bündel aus den grossen Oliven in die Corpora restiformia. Zuletzt entwickeln sich die Pyramiden.

Fig. 170.



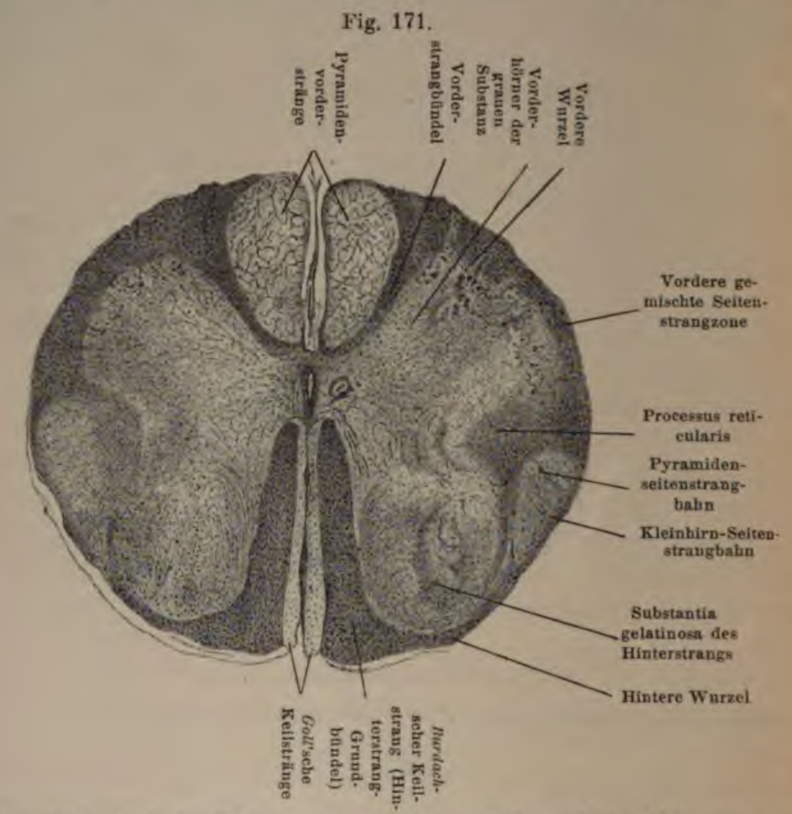
Querschnitt durch das Halsmark eines 40 *cm* langen menschlichen Fötus, nach *Flechsig*.

Flechsig stellt für die Anlage der Nervenfasern in der Medulla oblongata und im Rückenmark des menschlichen Embryos folgende allgemeine Grundzüge auf: Zuerst entstehen Fasern, welche zwischen centralem Höhlengrau und peripher verlaufen, dann Fasern, welche verschiedene, dem centralen Höhlengrau angehörige Centren verbinden; hierauf entstehen Fasern, welche zwischen centralem Höhlengrau einerseits, Kleinhirn und den Ganglien der Hirnschenkelhaut andererseits verlaufen, längs dem centralen System der Oliven. Zuletzt erscheinen die Fasersysteme, welche die Ganglien des Hirnschenkelfusses, vielleicht auch das Grosshirn-

rindengrau mit dem centralen Höhlengrau in unmittelbare Verbindung setzen.

Die Pyramidenfasern erscheinen bei menschlichen Embryonen von 25 *cm* Länge als feinste Fäserchen (*Flechsig*) und

Fig. 171.



Querschnitt durch das Rückenmark in der Gegend des sechsten Halsnerven von einem 28 *cm* langen menschlichen Fötus, nach *Flechsig*.

werden durch eine blasse, feinkörnige, eiweissartige Substanz von einander getrennt; die Fasermassen enthalten äusserst spärliche zellige Elemente, denen *Flechsig* theils einen endothelialen, theils einen lymphoiden Charakter zuschreibt. Allmälig tritt an Stelle der blassen feinkörnigen Interfibrillarmasse eine aus dunklen, fettähnlichen Körnchen bestehende Masse, in welcher sich die Zellen sehr rasch vermehren. Diese Körnchen treten auch in den Faserbündeln auf und

bilden hier dicht aneinander stehende Längsreihen; auch die zelligen Elemente werden mit Körnchen erfüllt. An Stelle der dunkelkörnigen, interfibrillären Substanz tritt weiterhin eine stark lichtbrechende, Längsstreifen bildende Masse, welche den Längsfasern seitlich anhaftet und sie theilweise umhüllt. Die Körnchenbildung stellt den Beginn der Markscheidenbildung dar. Während die Anlage der Pyramiden in der Mitte des fünften Monates des menschlichen Embryonallebens beginnt, fällt die Markumhüllung in das Ende des neunten Monates, so dass zwischen dem ersten Auftreten der Pyramiden und ihrer vollständigen Markumhüllung ein Zeitraum von mehr als vier Monaten liegt.

Wie *Flechsig* gezeigt hat, kann man in dem Auftreten der ganzen Faserung des Rückenmarks das Gesetz der systemweisen Anlage der centralen Fasern und der systemweisen Anlage der Markscheiden verfolgen; die centralen Fasern werden so angelegt, dass gleichzeitig immer nur die Fasern eines einzigen oder weniger zusammenhängender Theilsysteme entstehen; die Fasersysteme treten also successive auf und durchlaufen in der Reihenfolge ihres Entstehens alle in der Entwicklung der Einzelfasern zu unterscheidenden Abschnitte; wenn die Markscheidenbildung beginnt, so erfolgt sie wieder genau nach dem Alter der Fasern. Deshalb erhalten die *Goll*'schen Stränge erst am Ende des sechsten Monates, die Kleinhirn-Seitenstrangbahn zu Beginn des siebenten Monates und die Pyramiden am Ende des neunten Monates ihre Markscheiden.

Nach der Reihenfolge des Weisswerdens lassen sich die Fasersysteme des Rückenmarks folgendermassen anordnen (Fig. 170 und 171):

Grundbündel der Hinterstränge bei menschlichen Embryonen von		25 *cm*
Grundbündel der Vorderstränge		30—32 *cm*
Seitenstrangreste	ventrale gemischte Seitenstrangzone	25—35 *cm*
	seitliche Grenzschichte der grauen Substanz an der lateralen Fläche des Hinterhornes	32 *cm*
Goll'sche Stränge	Ende des sechsten und Anfang des siebenten Monates.	
Kleinhirn-Seitenstrangbahn	Anfang des siebenten Monates (35 *cm*)	

Gowers'sche anterolaterale Stränge	achter Monat.
Pyramiden-Vorderstrangbahn | . .	Ende des neunten Monates
Pyramiden-Seitenstrangbahn |	(48—50 *cm*).

Peripheres Nervensystem.

Die Bildung des peripheren Nervensystems, sowohl der Ganglien als auch der peripheren Nerven, ist ein Gegenstand vielfacher Untersuchungen gewesen. *Remak* vertrat den Standpunkt, dass die Ganglien und die Nervenfasern als mesodermale Gebilde aufzufassen sind, welche an jenem Orte entstehen, an welchem sie nach Abschluss der Entwicklung gefunden werden. *His, Hensen, Mihalkovics* und *Balfour* stellten die Ansicht auf, dass die Nerven aus dem hinteren und seitlichen Abschnitte des Rückenmarks und aus seichteren Einschnürungsstellen der Gehirnblasen hervorgehen; dieses Anfangsstadium ist an Schief- und Sagittalschnitten durch das Nervensystem von Wirbelthierembryonen gut zu sehen.

Nach *His* unterscheidet man zwei Arten von Nervenfasern, von denen die eine Art aus dem Medullarrohre, die andere Art aus den Neuroblasten entsteht. Die aus dem Medullarrohre entstehenden motorischen Nervenfasern bilden sich durch Auswachsen einer in der Wand des Medullarrohres liegenden Neuroblastzelle, während die aus den Ganglien entstehenden sensorischen Nervenfasern durch das Auswachsen zweier entgegengesetzter Pole einer Neuroblastzelle entstehen. Bei den Selachiern umgeben sich die aus dem Medullarrohre entspringenden Nerven sehr bald mit Mesenchymzellen, so dass die Nervenwurzeln schon in sehr frühen Stadien Kerne besitzen. Das Mark erscheint erst ziemlich spät in den Nervenfasern, beim Rindsembryo etwa im vierten Monate, beim Schafembryo nach *Vignal* nach siebzig Tagen (am N. ischiadicus). Die Bildungsstätte des Marks liegt in den Mesenchymzellen, welche die Nervenfasern umgeben; jede Zelle ist die Anlage eines Marksegmentes, und die Verbindung zweier benachbarter Zellen ist die Anlage einer *Ranvier*'scher Einschnürung; der Kern der Zelle wird zu dem meist an der Einschnürungsstelle gelegenen Kerne der *Schwann*'schen Scheide. Die Zellen vermehren sich rasch und lagern in ihrem der Nervenfaser zugewendeten Theile Mark ab, welches eine zusammen-

hängende Lage im ganzen Verlaufe der Faser bildet; auf diese Weise entsteht eine Markscheide nach innen von der *Schwann*'schen Scheide, welch letztere von den Mesenchymzellen gebildet wird. Die Markscheidenentwicklung schreitet bei den motorischen Bahnen vom Centralorgan gegen die Peripherie und bei den sensiblen Bahnen von der Peripherie gegen das Centralorgan hin fort (*Vignal*).

An den Stellen der Nervenursprünge liegen Verdickungen der Nervensubstanz, welche anfangs mit dem Rückenmark direct, später aber durch einen Verbindungsfaden, die künftige hintere Wurzel, zusammenhängen. In ähnlicher Weise wie die Intervertebralnerven entwickeln sich auch die Gehirnnerven; in besonders guter Weise lässt sich dies an Embryonen von Bufo cinereus beobachten (*Schenk*).

Nach den Untersuchungen von *Froriep*, *Martin* und *His* entwickeln sich die motorischen Kopfnerven von besonderen Zellhaufen (Nervenkernen), die in zwei Reihen gelagert sind; aus der ventralen Reihe der Nervenkerne entspringen der N. oculomotorius, N. trochlearis, N. abducens und N. hypoglossus; aus der dorsalen Reihe der Nervenkerne nehmen die motorischen Wurzeln des N. trigeminus, N. facialis, N. glossopharyngeus und N. accessorius ihren Ursprung. Die sensiblen Kopfnerven (mit Ausnahme des N. opticus und des N. olfactorius) gehen aus der Ganglienleiste des Kopfes hervor, welche anfangs neben der Mittellinie am Rücken des Centralnervensystems liegt und allmälig nach der ventralen Seite hinunterrückt.

Im weiteren Fortschritte der Entwicklung der Nerven treten Zellen dieser ursprünglichen Verdickungen der Nervensubstanz in die peripheren Gebiete der Nerven ein, es findet gleichsam eine Zertheilung der Nervensubstanz statt, so dass sich die in die Peripherie übertragenen Zellen zu neuen Ganglienzellen entwickeln. Aus dem Ganglion Gasseri des Trigeminus sieht man bei Bufo sehr schön die Zellen sich abtrennen, so dass das ursprüngliche Ganglion die Mutterstätte für die weiteren Ganglien bildet (*Schenk*).

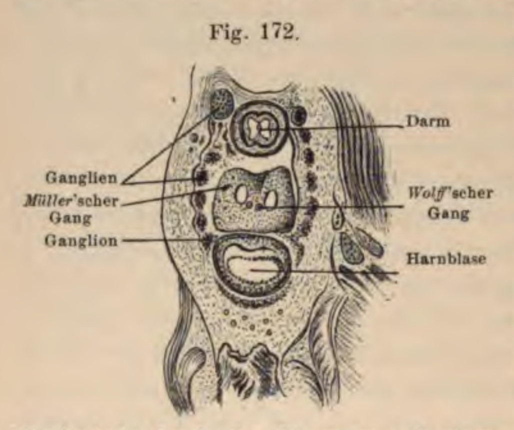
Die Nerven und die im Laufe der Nerven auftretenden Ganglien verbreiten sich immer weiter gegen die Peripherie des Körpers hin, bis sich ihre Ausläufer an die Nervenendigungen in der Haut und in den Schleimhäuten anlegen.

Die Nervenfasern sind anfangs, wie schon oben bemerkt wurde, marklos; erst später erhalten sie Mark und von den mesodermalen Elementen die *Schwann*'sche Scheide.

Das sympathische Nervensystem.

Mit der Ausbildung der einzelnen Organe in den Keimblätte schreitet auch die Entwicklung des Nervensystems vor; es komn zur Entwicklung des sympathischen Grenzstranges, indem von de Ganglien des Cerebrospinalsystems kleine Abzweigungen entstehe und zu den sympathischen Ganglien werden (*Schenk*). Anfangs find sich noch eine grössere Anzahl von Ganglienzellen mit Theilungsvo gängen. An menschlichen Embryonen von 2·2 *cm* Länge, bei dene der Wirbelkörper bereits knorpelig angelegt ist, liegen die syn pathischen Ganglien a der Wirbelsäule un werden durch marklo Nervenfasern mit de Intervertebralganglien verbunden. Die Verbir dungsfäden sind die Ram communicantes. I ähnlicher Weise kann ma in anderen Gebieten de Körpers, wie z. B. i der Höhe des Plexus s laris, ähnliche Vorgäng beobachten; an Durc schnitten in der Geger des Uterus bemerkt man, dass sich die Ganglienmasse d Sympathicus in immer kleineren Gruppen ventralwärts fortset (Fig. 172) und dadurch die peripheren Knoten viel kleiner werde als die Grenzganglien an der Wirbelsäule.

Fig. 172.

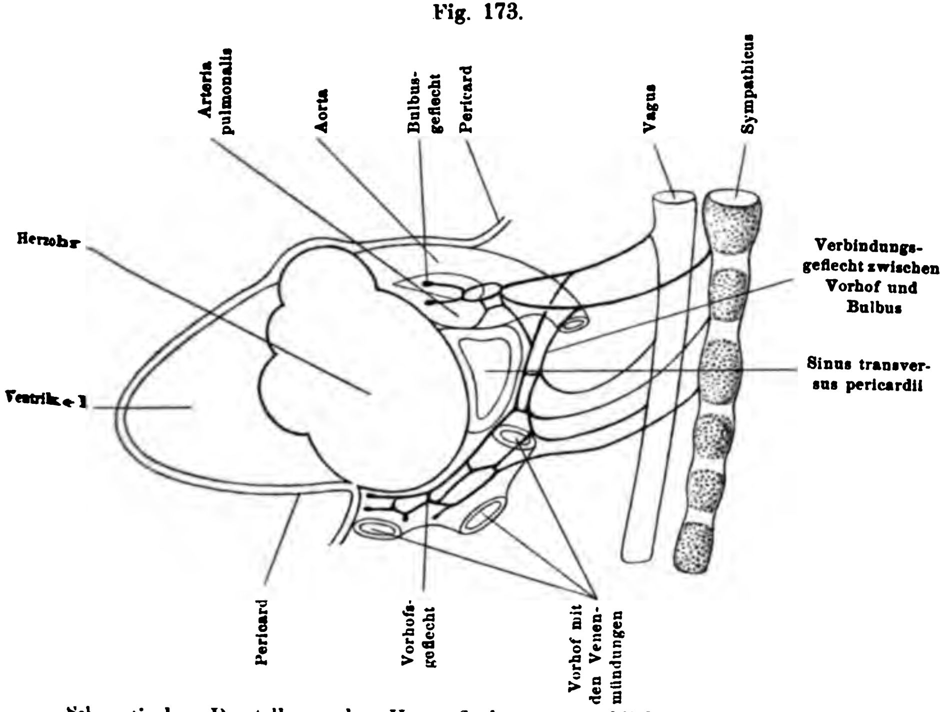


Durchschnitt durch den Plexus sacralis eines 18 Tage alten Kaninchenembryos.

Das sympathische Nervensystem ist demnach ein Abkömmlin des Cerebrospinalsystems. Diese Anschauung über die Ent wicklung des sympathischen Nervensystems habe zuerst ich au Grund von Untersuchungen an Embryonen des Menschen und de höheren Wirbelthiere aufgestellt; in den späteren Arbeiten vo *Onodi* und *Beard* wurde meine Ansicht bestätigt; *His* jun. ha in letzter Zeit wieder darauf hingewiesen, dass die Ganglienzelle des Herzens weitere Abkömmlinge der Grenzganglien sind (Fig. 173 *Balfour* machte darauf aufmerksam, dass sich bei älteren Embryone

am Rande der Spinalganglien Zellenanhäufungen vorfinden. Dadurch, dass die sympathischen Ganglien einander entgegenwachsen und sich vereinigen, entsteht der Grenzstrang. In den Rami communicantes, den Verbindungen zwischen den sympathischen und den cerebrospinalen Ganglien, finden sich bei Embryonen Ganglienzellen eingestreut.

Fig. 173.



Schematische Darstellung des Herzgeflechtes menschlicher Embryonen, nach *His* jun.

Beim Hühnchen erscheint der Grenzstrang am Ende des vierten Tages, er ist anfangs faserig und enthält Zellen, welche sich an verschiedenen Stellen reichlicher ansammeln; der Weg dieser Zellwanderung scheint an die mit lockerem Gewebe erfüllten Interstitien gebunden zu sein.

Centralnervensystem der Wirbellosen.

Auch bei den Wirbellosen treten die Zellen, die das Stammmaterial für das Centralnervensystem sind, ursprünglich als eine

Verdickung der ektodermalen Zellenlage auf. Bei den Hydromedusen und bei den einfachsten Anneliden bleibt das Nervensystem auch bei den erwachsenen Thieren in der Oberhaut liegen; nach *O.* und *R. Hertwig* findet sich bei einigen Medusen ein doppelter ektodermaler Nervenring, und bei den Nemertinen findet man zwei grössere Kopfganglien und zwei ganglionöse Seitenstränge, die sich aus dem Ektoderm entwickeln. Bei den Gliederwürmern entsteht der Bauchstrang in Form zweier Ektodermverdickungen, welche aus einfachen, mit einer grossen Zelle (Neuroblast) abschliessenden Zellen bestehen; allmälig lösen sich diese Verdickungen vom Ektoderm ab, werden von der Musculatur umwachsen und stellen, indem sie mit einander verwachsen, den Bauchstrang dar; unabhängig von dieser Anlage entsteht oberhalb des Schlundes aus einer paarigen Ektodermanlage das obere Schlundganglion, das späterhin durch Nervenfasern mit dem Bauchstrang in Verbindung tritt.

Bei den Arthropoden zeigt sich eine ähnliche Entwicklung der Schlundganglien und des Bauchstranges wie bei den Chaetopoden. Bei den Spinnen entstehen die Bauchstränge gleichfalls aus dem Ektoderm und werden erst später in einzelne Ganglien getheilt, die durch quere Commissuren verbunden sind. Aehnliche Erscheinungen zeigen sich bei der Bildung des Nervensystems der Insecten, bei denen aber die Bauchstränge weiter von einander abstehen. Bei den Lepidopteren zeigt das Ektoderm nach *Hatschek* eine Einstülpung, aus der das obere Schlundganglion wird.

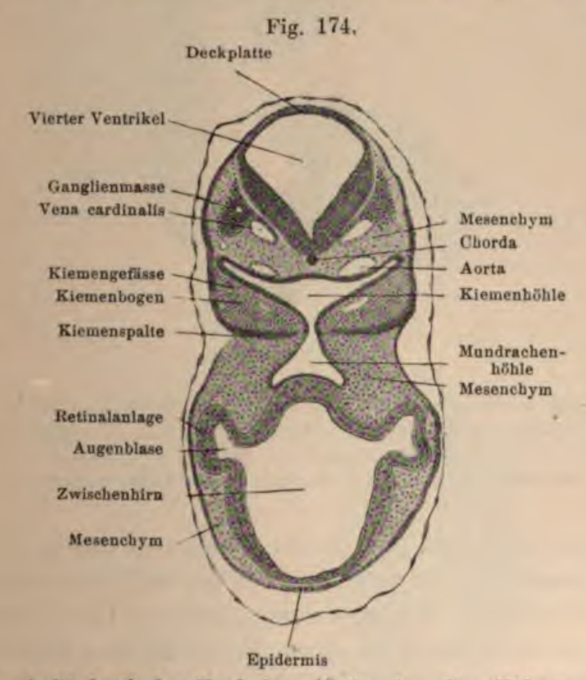
Nach *Lancaster* und *Bobretzki* entwickeln sich aber bei Cephalopoden sämmtliche Ganglien im Mesoderm. Dagegen hat *Hatschek* bei Teredo gefunden, dass die Schlundganglien als unpaarige Ektodermverdickungen entstehen.

Da nach meiner Anschauung die peripheren Nervenendigungen nicht aus der axialen Anlage des Centralnervensystems stammen, sondern, wie wir später sehen werden, an umschriebenen Stellen des abgeschnürten Ektodermtheiles entstehen, so sollen sie erst bei der Beschreibung der Entwicklungsvorgänge im peripheren Theile des Ektoderms abgehandelt werden.

Die Entwicklung des Auges.

Die zur Empfindung des Lichtes dienenden Elemente der Retina sind ursprünglich auf der Oberfläche des Körpers als Ektoderm-

Fig. 174.

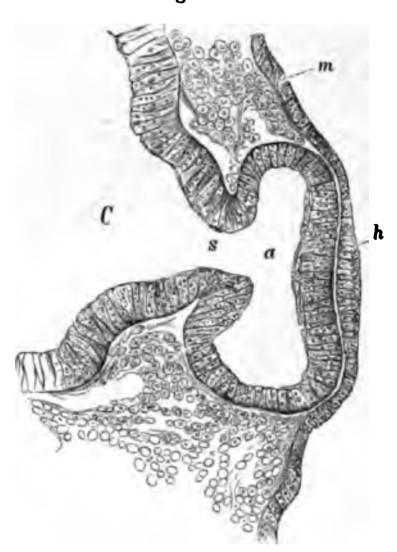


Querschnitt durch den Kopf eines 48 Stunden alten Hühnerembryos.

elemente mit dem Nervensysteme in inniger Verbindung. Erst mit der Abschnürung des Nervensystems vom peripheren Theile des Ektoderms kommt es zur Ausstülpung eines Theiles der Seitenwand an den Grosshirnbläschen und zur Bildung einer blasenförmigen

Auftreibung, die bis nahe an die peripheren Elemente des Ektoderms reicht und mit der Höhlung des Centralnervensystems zusammenhängt. Das ausgestülpte Stück bildet daher einen Theil der Seitenwandung des Gehirns, das Auge ist somit ursprünglich ein auf der Oberfläche des Embryos befindliches Organ, das in seiner ganzen Ausbreitung aus Sinneselementen besteht.

Fig. 175.

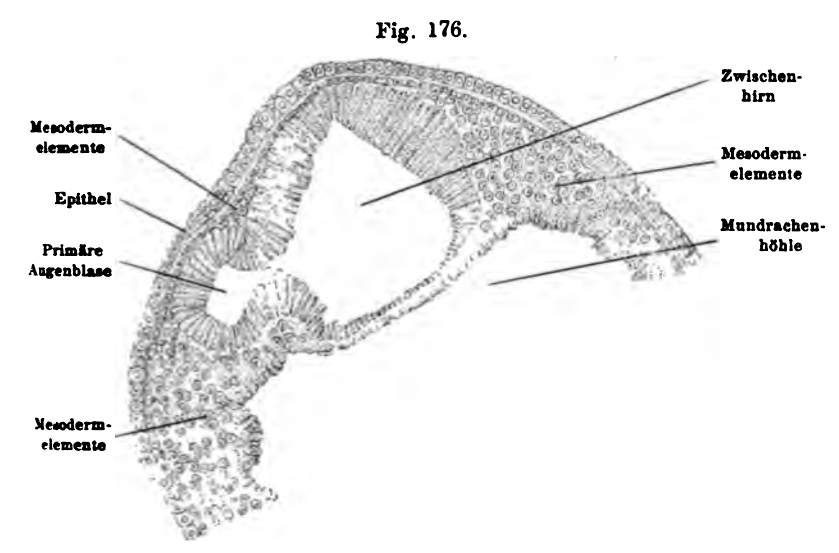


Querschnitt durch den halbierten Kopf eines Hühnerembryos vom zweiten Tage in der Höhe der Anlage des Auges. *C* Centralnervensystem; *a* Augenblase; *s* Stiel der Augenblase, durch welche die Augenblase mit dem Centralcanal communiciert; *m* Gebilde des mittleren Keimblattes; *h* Linsenanlage.

Aus der Zwischenhirnblase entwickelt sich paarig nach jeder Seite eine Ausstülpung (Fig. 174). die von den seitlich vorgeschobenen Elementen des äusseren Keimblattes umgeben wird. Die Ausstülpungen wachsen nach beiden Seiten so lange, bis sie das vom Centralnervensysteme abgeschnürte äussere Keimblatt erreicht haben (Fig. 175 u. 176). Die beiden vorgeschobenen hohlen Gebilde des embryonalen Gehirnes bilden die primären Augenblasen. Sie führen in sich das Bildungsmaterial für die Retina, das Stratum pigmentosum chorioideae und den Stiel des Nervus opticus (Fig. 177). Bei einigen Wirbelthieren betheiligen sie sich auch an der Bildung der ins Innere des Auges

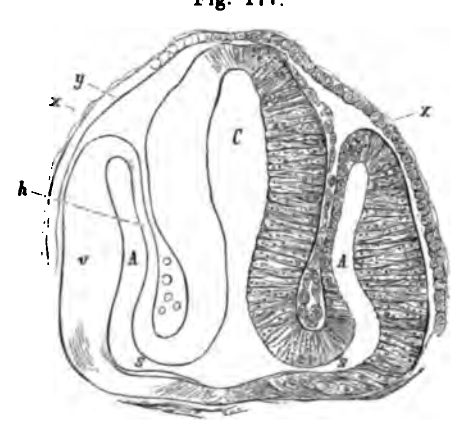
vorgeschobenen Fortsätze, wie des **Pecten** bei den Vögeln und des **Processus falciformis** bei den Fischen.

Fig. 176.



Querschnitt durch die Augenanlage eines Embryos von Bufo cinereus.

Fig. 177.



Querschnitt durch den Kopf eines Fischembryos in der Höhe der Anlage des Auges. *C* Centralnervensystem; *A* Augenblasen; *s* Stiel, durch welchen die Augenblasen mit der Höhle des Nervensystems communicieren (Opticusstiel); *N* Gebilde des mittleren Keimblattes; *x* äussere Schichte und *y* innere Schichte des Hornblattes; *v* Anlage sämmtlicher Schichten der Retina; *h* Anlage des Stratum pigmentosum chorioideae.

Nachdem die primäre Augenblase das vom Centralnervensysteme abgeschnürte äussere Keimblatt erreicht hat, entsteht an ihrer äussersten Kuppe eine napfförmige Vertiefung, die sich auf den unteren Umfang der Augenblase fortsetzt. Dadurch rückt die äusserste Partie der primären Augenblase der oberen Wand derselben näher.

Die Vertiefung wird allmälig grösser und bildet die sogenannte secundäre Augenblase (Augenbecher), welche von zwei ineinander übergehenden Zellenschichten begrenzt ist. Die innere Schichte, welche die napfförmige Vertiefung begrenzt, ist dicker, ihre Elemente sind spindelförmig, mit körnigem Protoplasma und in mehreren Lagen übereinander gereiht. Die äussere Schichte besteht nur aus einer einzigen Zellenlage. Der Raum zwischen den beiden Schichten, welcher dem künftigen Zwischenraum zwischen den Zapfen und Stäbchen einerseits und den Pigmentzellen anderseits entspricht, ist der einzige Rest der ursprünglichen primären Augenblase.

Fig. 178.



Auge eines der Eihülle entschlüpften Forellenembryo. *Co* Colobom; *G* Geruchgrübchen.

Die Höhle der sogenannten secundären Augenblase (napfförmigen Vertiefung) bildet die zukünftige Augenhöhle, die in diesem frühen embryonalen Zustande nach oben geschlossen ist, nach aussen und unten jedoch eine Spalte zeigt, welche Augenspalte (Coloboma) genannt wird (Fig. 178). An dieser Spalte liegen die das embryonale Auge umgebenden Gebilde des mittleren Keimblattes, welche durch die Spalte ins Innere der secundären Augenblase eindringen können.

Die äussere Schichte der secundären Augenblase wird zum Stratum pigmentosum chorioideae, wodurch das embryonale Auge nun als ein schwarzes rundliches Gebilde sichtbar wird. Da aber das Pigment in der unteren Hälfte an der Stelle des Spaltes fehlt, weil hier überhaupt die Anlage zum Stratum pigmentosum chorioideae noch nicht vorhanden ist, so sieht man die Augenspalte als weissen Streifen auf schwarzem Grunde.

Die Spalte setzt sich bei einigen Thieren, wie beim Menschen und bei den Säugethieren, über die sogenannte secundäre Augenblase hinaus bis auf den Stiel fort, welcher die secundäre Augen-

blase mit dem Centralnervensystem verbindet. Da nun die Erfahrung lehrt, dass die Elemente dieses Stieles in den Nervus opticus eingeschlossen werden und die Opticusfasern aus dem Gehirn längs dieses Stieles an die innere Oberfläche der Retina ziehen, so können wir auch aussagen, dass der Nervus opticus des Säugethier- und Menschenembryos nach unten gefurcht ist. Denken wir uns eine Sonde aus der secundären Augenblase durch die Furche des Opticus in der Richtung gegen das Gehirn weiter geführt, so müssen wir an die Basis des Gehirns kommen. Innerhalb dieser Furche des Opticusstieles kommt es zur Entwicklung von Gefässen aus den Gebilden des mittleren Keimblattes, aus welchen nach Abschluss der Furche im Opticus die Arteria centralis retinae, die Vena centralis retinae und die Gefässe für den Glaskörper und die Linsenkapsel werden.

Fig. 179.



Querschnitt durch den Opticus und seine nächste Umgebung von einem älteren Forellenembryo, bei 150maliger Vergrösserung. Die noch radiär um den engen Canal angeordneten zelligen Elemente sind namentlich in der Umgebung desselben und in der Peripherie des Nerven auffallend; in der Mitte dazwischen treten zahlreiche Gruppen von Fasern auf. Der intervaginale Raum ist bereits vorhanden.

Nach *Lieberkühn* ziehen bei den Vögeln die Gefässe um den Nervus opticus und treten dann in den Pecten des Auges ein. Man findet dementsprechend am Stiele der Augenblase keine Furche, sondern die napfförmige Vertiefung liegt nur im Bereiche der Augenblase. Opticusquerschnitte (Fig. 179) zeigen eine Höhle, um welche herum die Elemente noch unverändert erscheinen. Erst später, wenn die Höhle des Opticus mehr eingeengt ist, werden die Opticusfasern sichtbar, und endlich verschwindet die Höhle gänzlich.

Bei den Säugethieren, wo der Nervus opticus nach unten eine Furche besitzt, in welche die Arteria centralis retinae zu liegen kommt, legen sich die begrenzenden Seitenstücke des Opticus aneinander und vereinigen sich, so dass die Arteria centralis retinae im Opticus eingeschlossen wird. Das Gewebe des Sehnerven von Säugethieren besteht in der ersten Zeit aus radiär gestellten spindelförmigen Zellen, die den spindelförmigen

Zellen, welche wir in frühen Entwicklungsstadien des Gehirns finden, ähnlich sind.

Die Elemente des äusseren und inneren Blattes der secundären Augenblase setzen sich in den Opticus fort, und beide Schichten nehmen in gleicher Weise an den Veränderungen der Elemente des Opticus Antheil. Die äussere Schichte der secundären Augenblase wird im Bereiche des Opticus in der Regel nicht zu Pigment umgestaltet. Die innere Schichte der secundären Augenblase wird bei allen Wirbelthierclassen zur Retina.

Sind die beiden Ränder der secundären Augenblase einander entgegengekommen, so schlagen sie sich ein wenig nach einwärts gegen die Augenhöhle.

Bei Säugethieren verwachsen die beiden einander entgegenkommenden Ränder der secundären Augenblase derart, dass die beiden inneren und die beiden äusseren Schichten, die sich entgegenkommen, unter Verdickung der Zellen der Berührungsränder miteinander verschmelzen. Unterbleibt die Verwachsung, so bekommen wir die bekannte Missbildung des Coloboms, bei welcher sowohl die Retina als auch das Stratum pigmentosum chorioideae an der bezüglichen Stelle fehlt. Nun kommen bekanntlich auch Bildungsfehler dieser Art vor, bei welchen das Pigment fehlt, hingegen das Sehvermögen an der Stelle des Coloboms erhalten bleibt. In diesem Falle müsste eine Hemmung der Verwachsung der äusseren Schichte der Augenblase vorausgesetzt werden, während bei der inneren Lamelle, der Retinalanlage, die Verwachsung vollständig eingetreten wäre. Eine nachweisbare Andeutung der vorhandenen Spalte ist beim Menschen und bei Säugethieren nicht zu finden; nur an der Eintrittsstelle des N. opticus liegen während des Embryonallebens (*Bergmeister*, *Schenk*) ähnliche anatomische Verhältnisse, wie wir sie im Gebiete des Pecten und des Processus falciformis finden. Diese Stelle zeigt eine Umkrämpung der Berührungsränder des Ektoderms nach innen, und zwischen derselben ziehen die Opticusfasern, die Gefässe und andere mesodermale Elemente in das Innere des Auges ein. Diese Stelle ist der letzte Rest des Coloboms; an ihr fehlt die Retina und das Stratum pigmentosum chorioideae; sie entspricht also dem blinden Fleck im Auge des Menschen und der Säugethiere, der hier verhältnismässig kleiner ist als bei den Vögeln und Fischen, wo sich der Pecten und der Processus falciformis auf einem

grösseren Theil der inneren Oberfläche des Auges ausbreitet; dadurch wird das Auge mit Rücksicht auf die Grösse der lichtempfindenden Fläche bei den Säugethieren wertvoller als bei den Vögeln und den Fischen.

Das Offensein des Spaltes ermöglicht es, dass in das Innere der secundären Augenblase mesodermale Elemente, welche die Grundlage der Linsenkapsel und des Glaskörpers abgeben, eindringen.

Fig. 180.



Durchschnitt durch das Auge von Salmo fario senkrecht auf die optische Achse. Anlage des Processus falciformis. *N* Gebilde des mittleren Keimblattes (Anlage der Sclerotica chorioideae und zum Theile des Processus falciformis); *h* äussere Lamelle der secundären Augenblase (Anlage des Pigmentstratums); *v* innere Lamelle (Anlage der Retinalschichten); *O* Anlage des Processus falciformis; *Cv* Glaskörperraum mit dem zellenfreien Glaskörper.

Beim Vogel bleibt ein Rest der Augenspalte auch im erwachsenen Thier zurück. Es findet an einer Stelle nahe dem Opticus keine Verwachsung der beiden einander entgegenkommenden Ränder der secundären Augenblase statt, indem die Gebilde des mittleren Keimblattes (Kopfplatten), welche das embryonale Auge umgeben, ins Innere desselben sammt ihren Gefässästchen in Form eines Kammes (Pecten) hineinragen (*Mihalkovics*).

Bei den Fischen findet ebenfalls eine Einstülpung der beiden Ränder der secundären Augenblase statt. Jedoch sind die eingestülpten Falten grösser als bei den anderen Thierclassen. Zwischen diesen Falten ragen die Gebilde des mittleren Keimblattes ebenfalls ins Auge. Die eingestülpten Spalten sammt den zwischen ihnen liegenden Elementen stellen die Anlage des in den Fischaugen vorhandenen Processus falciformis (Fig. 180) dar. An diesem betheiligen sich die Gebilde des äusseren und des mittleren Keimblattes. Sowohl längs des Pecten als auch längs des Processus falciformis ziehen die Opticusfasern an die innere Oberfläche der Netzhaut. Bei den Selachiern beobachtet man die Bildungsverhältnisse des Pecten an der Eintrittsstelle des N. opticus; sie sind auf einen kleineren Raum als bei den Teleostiern beschränkt; besonders deutlich ist beim Selachierauge die Einkrämpung der Netzhaut ausgebildet.

Wir können die secundäre Augenblase nicht verlassen, ohne noch zu erwähnen, dass das Pigment der Iris aus dem der secundären Augenblase stammt. An der vordersten Partie der Augenblase beobachtet man an grösseren Embryonen, dass die Pigmentbildung von der äusseren Lamelle der Augenblase theilweise auf die innere übergeht. Diese Partie wird dünner, überzieht das embryonale Corpus ciliare und setzt sich bis vor der Linse an die sich bildende Iris fort. Daraus ersieht man, dass sämmtliche Pigmentschichten des Auges und die Gesammtausbreitung der Retinalelemente mit der Pars ciliaris aus dem Ektoderm stammen.

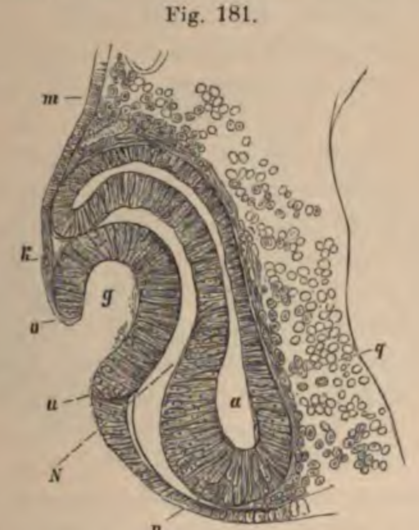
Linse, äusseres Epithel der Cornea.

Jener Theil des Auges, den wir bisher geschildert haben, ist ein Ektodermgebilde, welches zur Completierung noch eines zweiten Theiles der Hautoberfläche des Embryos bedarf. Dieser zweite Theil des Auges stellt sich als eine circumscripte Zellengruppe des vom Centralnervensysteme abgeschnürten äusseren Keimblattes dar, welche der Kuppe der primären Augenblase anliegt; auch bei pigmentierter Oberfläche erscheint dieser Theil vollständig pigmentlos. Diese Zellengruppe verdickt und vertieft sich; die Grube, in welcher diese Zellengruppe liegt, wird von Mesodermelementen gebildet. Die Zellengruppe ist die Anlage der Linse (Fig. 181) und liegt in der

secundären Augenblase, ohne ihre Wandung zu berühren; zwischen der Linsenanlage und der Retina liegen wieder Mesodermelemente. Die aus Ektodermelementen, welche die Linse darstellen, gebildete Grube wird Linsengrübchen (Fig. 182) genannt.

Es ist bei der Bildung der Linse ebenso wie bei der Anlage des Labyrinthbläschens und des Geruchgrübchens zu bemerken, dass wir zuweilen die nach aussen offene Grube gar nicht zu Gesichte

Fig. 181.



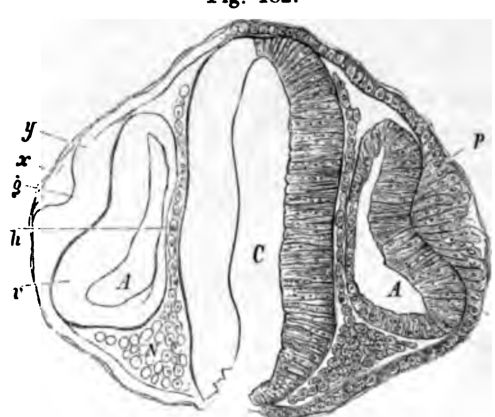
Durchschnitt durch das Auge eines Hühnerembryos mit der napfförmigen Vertiefung und der Linsengrube. *a* Rest der Augenblase; *g* Linsengrube; *o* oberer und *u* unterer Rand derselben; *p* Anlage der Retina; *q* Anlage des Stratum pigmentosum chorioideae; *N* Glaskörper in der napfförmigen Einstülpung; *K* Ektoderm; *m* Mesenchymgebilde.

bekommen. Dieses geschieht bei jenen Thierclassen, bei deren Anlage wir im äusseren Keimblatte zwei Zellenlagen sehen, so bei den Teleostiern und Batrachiern. Bei diesen bildet sich die Linsengrube aus der tieferen Zellenlage heraus, während die oberflächlichste einzellige Schichte unverändert vor der Linsengrube vorüberzieht, ohne sich an der Bildung dieses Organes zu betheiligen; das Linsengrübchen ist hier nahezu verschwindend klein, so dass man zuweilen statt eines Grübchens nur eine Zellenmasse findet, die an Form, Grösse und Ausdehnung der Linse ähnlich ist und sich auch zur Linse umgestaltet.

Bei jenen Thieren, wo das äussere Keimblatt anfangs nur aus einer einzigen Zellenlage besteht, ist die constant vorkommende Linsengrube von dem über das Kopfende ziehenden Amnion bedeckt.

Die Linsengrube geht in die Linsenblase über. Dieser Uebergang findet in der Weise statt, dass der obere Rand der Grube gegen den unteren Rand wächst; an Querschnitten durch die Linse bekommt man ein Bild, als würde der obere Linsenrand hakenförmig nach dem unteren hin gerichtet sein. Endlich erreicht der

Fig. 182.



Querschnitt durch den Kopf eines Forellenembryos in der Höhe des Auges. *C* Nervensystem; *A* Augenblase; *p* napfförmige Vertiefung derselben; *g* Linsenanlage; *h* äussere und *v* innere Schichte der Augenblase; *x* äussere und *y* innere Schichte des äusseren Keimblattes.

obere Linsenrand den unteren, womit das kleine Grübchen geschwunden ist.

Beide Ränder vereinigen sich und schnüren sich von dem übrigen äusseren Keimblatte vollständig ab, so dass die Linsengrube zur Linsenblase wird. Das geschichtete Epithel an der vorderen Fläche der Cornea bildet sich aus jenen Zellen des äusseren Keimblattes, welche von der Linsenblase abgeschnürt werden.

Die Gebilde, welche die Linsenblase zusammensetzten, liegen in dem Theile der napfförmigen Vertiefung, welcher nach Abschluss des Coloboms — wenn es überhaupt zum Abschliessen desselben kommt — noch offen blieb. Vor und hinter der Linsenblase kommen die Gebilde des mittleren Keimblattes zu liegen. Von den Elementen,

welche die Linsenblase bilden, wird die innere Hälfte zur eigentlichen Linse, während die äussere Partie zum Epithel an der hinteren Fläche der vorderen Linsenkapselwand umgebildet wird. Findet eine Umwandlung der Elemente der embryonalen Linse zu Fasern statt, so sieht man in denselben eine Reihe von Kernen, die auf Querschnitten in der Mitte der Linse zu finden und so angeordnet sind, dass sie in einer bestimmten Zone der Linse liegen und in die Kerne der Epithelschicht übergehen. Diese Zone wird mit dem Namen der Kernzone (Fig. 183) bezeichnet.

Fig. 183.

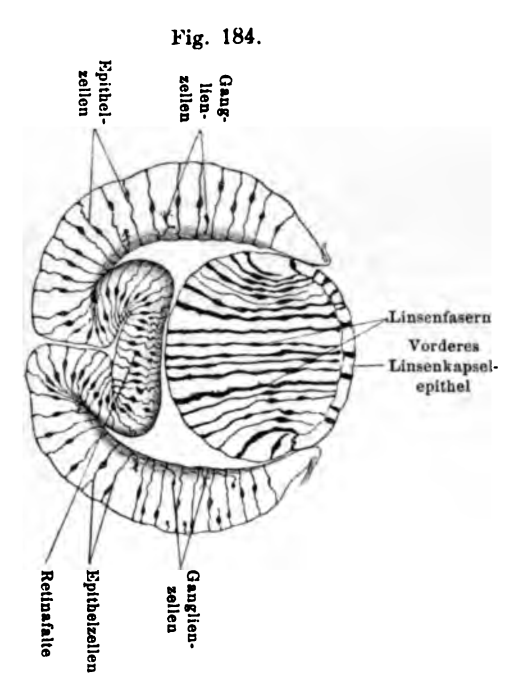


Horizontaler Durchschnitt der Linse eines Hühnerembryos vom vierten Tage. *E* Epithellage an der hinteren Fläche der vorderen Kapselwand. *K* Kernzone. *Lf* Linsenfasern.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung zeigt die Linse bald eine Linsenkapsel (Fig. 184), welche nach *Kölliker* eine Cuticularbildung ist, nach Anderen aber aus den umgebenden mesodermalen Elementen hervorgeht. Die vordere Fläche der Linse liegt dem Cornealepithel an und hat eine mehr convexe Form; die hintere Oberfläche ist anfangs mehr flachgedrückt. In der Mitte der hinteren Oberfläche tritt eine Verdickung auf, die an allen Seiten von einer wallartigen Prominenz begrenzt wird. Diese wallartige Prominenz ist an den Linsen der höheren Wirbelthiere als Vorwölbung des Randtheiles der Linse anzusehen. In diesem Stadium zeigt die Linse eine deutliche Faserung, deren Richtung mit der optischen Achse des Auges zusammenfällt; nur der Randtheil der Linse zeigt kurze, schiefgestellte Fasern, welche dort aufhören, wo das Epithel der hinteren Fläche der vorderen Linsenkapsel beginnt. An den Linsen der Säugethiere und der Vögel und auch bei manchen niederen Wirbelthieren findet man in diesem Entwicklungsstadium an der hinteren Circumferenz innerhalb des Raumes der Linsenkapsel kleinere und grössere verschieden geformte Zellen von mesodermaler Herkunft, die in die Linsenkapsel eingeschlossen wurden, aber im Verlaufe der Entwicklung weiter keine Verwendung finden, sondern wahrscheinlich der Resorption anheimfallen. Zuweilen findet man solche Zellen in der Linse selbst; auch sie werden resorbiert (*Korányi*, *Mihalkovics*, *Arnold*).

Das weitere Wachsthum der Linse besteht in einer auffallenden Vermehrung und in einer Vergrösserung der Linsenfasern, welche einer allmäligen Umlagerung unterliegen und so den Zustand herbeiführen, wie wir ihn bei dem Erwachsenen finden. Bei der sogenannten bipolaren Anordnung der Linsenfasern biegt sich der vorspringende Randtheil an der hinteren Fläche um, so dass die beiden seitlich hervorragenden Theile zusammenstossen. Dadurch wird die früher in der Mitte der hinteren Linsenoberfläche aufgetretene Verdickung umschlossen und zum Kerne der Linse, und durch die Vereinigung der aneinander stossenden Fasern der Randtheile bildet sich die Verticallinie der Linse. Jene Abschnitte des Linsenrandes, welche in die Bildung dieser Verticallinie nicht einbezogen wurden, wachsen in einer darauf senkrechten Richtung nach vorne und bilden durch ihr Zusammentreffen eine horizontale Linie; dies bedingt die bipolare Anordnung der Linsenfasern.

Fig. 184.



Horizontalschnitt durch das Auge eines 15 *mm* langen Mäuseembryos (*Golgi*'sche Methode), nach *Ramón y Cajal.*

Bei jenen Augen, an deren Linsen sich statt einer Linie ein Stern ausbildet, wird die Anordnung der Fasern in ähnlicher Weise durchgeführt; nur geschieht dies nicht in zwei auf einander senkrechten Achsen, sondern die Fasern, welche am Rande der Linse stehen, wachsen in mehreren radiären Richtungen an die äussere und innere Linsenoberfläche, deshalb stossen sie nicht in einer Linie, sondern in einem Punkte in der Mitte der Linse zusammen und bilden eine sternförmige Figur.

Die Kerne in den einzelnen Linsenfasern bleiben bei den Wirbelthieren im ganzen Embryonalleben erhalten.

An der Oberfläche der Kapsel verbreiten sich Aeste von Gefässen, welche aus jenen Gefässen stammen, die mit dem Opticus ins Innere der secundären Augenblase ziehen. Die Gefässverzweigung befindet sich sowohl an der inneren, wie an der äusseren Fläche der Linsenkapsel. Man bezeichnet die gefässreiche Membran als Membrana capsularis (capsulo-pupillaris). Zuweilen sind die Gefässe noch beim Neugeborenen erhalten. In der Regel schwinden sie in den letzten Monaten des Embryonallebens unter Zurücklassung vorübergehender Spuren. Am Ende des achten Fötalmonates ist beim Menschen die Pupillarmembran meist nur in Resten vorhanden.

Nach Abschnürung der Linsenblase finden sich bei einigen Thieren, wie wir schon oben bemerkten, zwischen der Linsenblase und dem Epithel mesodermale Zellen; bei anderen Thieren liegt die Linsenblase dem Epithel direct an. Jener Theil der abgeschnürten Zellen, der im Umfange der Linse liegt, gibt die Anlage des Cornealepithels; die Zellen sind anfangs cylindrisch und erhalten später eine oberflächliche Lage von Plattenzellen, die aber noch nicht die Form der Cornealzellen beim Erwachsenen besitzen, sondern mehr bauchig erscheinen; von der Fläche gesehen, treten zwischen den Zellen hie und da kleine Lücken auf; erst später erhält das Auge durch die Betheiligung der Mesodermelemente an der Bildung der Cornea sämmtliche Theile der Cornea des Erwachsenen.

Retina, Stratum pigmentosum, Irispigment.

Von den beiden Lagen der secundären Augenblase wird die äussere Lage zum Stratum pigmentosum und die innere Lage zur Retina. Die Dicke der inneren Lage nimmt gegen den Rand hin ab, so dass sie endlich nur eine einzige Zellenschichte darstellt. Diese Zellenlage setzt sich nun nach vorne weiter fort und legt sich an die Gewebslagen des mittleren Keimblattes an, welche die Augenblase umgeben und vorne gegen die Linse hinziehen; so kommt es, dass die Pupille, welche anfangs dem ganzen vorderen Umfange der Oeffnung der Augenblase entspricht, durch das innere Blatt der secundären Augenblase verengt wird. Wir können deshalb drei Abschnitte an dieser embryonalen Retina unterscheiden: eine dickere Schichte, aus der die eigentliche Retina hervorgeht, eine dünnere

Zellenlage, welche zur Pars ciliaris retinae wird und an der Ora serrata endigt, und eine Fortsetzung dieser Zellenlage längs der Gebilde des mittleren Keimblattes, aus welcher sich die Pigmentschichte der Iris bildet.

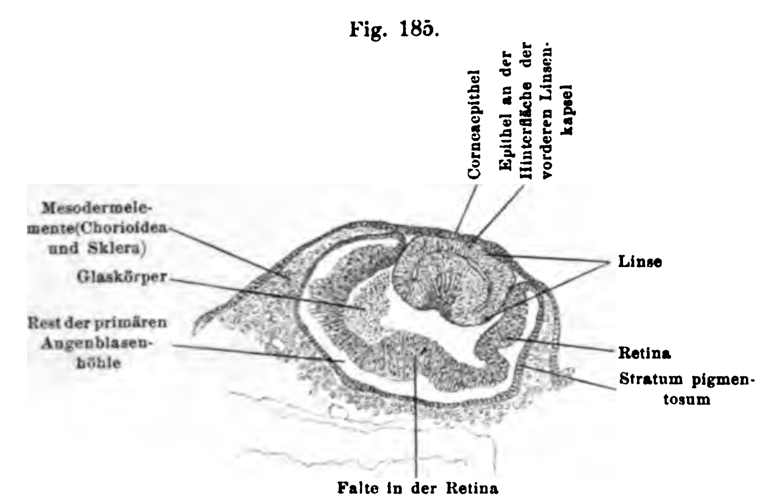
Jener Theil der Netzhaut, der zur Empfindung des Leuchtenden dient, besitzt Elemente, die in radiärer Richtung in die Länge gezogen werden, feinkörnig sind und sich in mehreren Lagen übereinander schichten. Beim Menschen und bei höheren Säugethieren vergrössern sich die innersten Zellen; ein Theil derselben geht in der Richtung von innen nach aussen eine Verschmelzung ein, wodurch die Schichte heller erscheint und die Anlage der Molecularschichte gibt; im embryonalen Leben lassen sich in der Molecularschichte noch deutliche Zellen erkennen; die äusseren Zellen verdicken sich und werden zur Körnerschichte. Nun erhält die Retina an der äusseren und inneren Fläche Cuticularüberzüge, die der Membrana limitans externa und Membrana limitans interna entsprechen.

Auf diese Weise erscheinen an der embryonalen Retina in diesem Entwicklungsstadium alle Schichten bis auf die Zwischenkörnerschichte und die Zapfen- und Stäbchenschichte. Die Gefässverzweigungen reichen bis zur Körnerschichte. Bald darauf wachsen aus den oberflächlichen Zellen der beiden vereinigten Körnerschichten kleine Fortsetzungen gegen das Pigment, welche die Anlagen der Aussenglieder der Zapfen und Stäbchen vorstellen, während die tieferen protoplasmatischen Gebilde der Innenglieder der Zapfen und Stäbchen den oberflächlichen Lagen der Körnerschichte angehören. Die Zapfen und Stäbchen lagern sich dann derart der Pigmentschichte an, dass der spaltförmige Zwischenraum zwischen diesen beiden Schichten in der Wand der Augenblase vollständig schwindet. Die Zapfen und Stäbchen stecken mit ihren durchsichtigen Aussengliedern in der Pigmentschichte. Dadurch, dass sich einige Zellengruppen der äusseren und inneren Körnerschichte umgestalten, entsteht noch die Zwischenkörnerschichte, so dass nun die Retinalschichten vollständig ausgebildet sind. Noch während des Embryonallebens wird der Sehpurpur (*Boll*) in der Retina gebildet; beim Menschen erfolgt diese Bildung in den letzten Monaten des Embryonallebens, da man bei Frühgeburten in den letzten Monaten der Gravidität bereits die Retina vom Sehpurpur geröthet findet.

Beim Froschembryo findet man anfangs die Zapfenformen gegenüber der Stäbchenform vorherrschend; die Stäbchenform tritt erst später hinzu.

Die Entwicklung der Zapfen und Stäbchen der Retina aus der inneren Lage der Augenblase wurde von *Kölliker*, *Babuchin*, *Schenk*, *W. Müller* für zahlreiche Thierformen festgestellt. Bei neugeborenen blinden Katzen fand *Krause* die Stäbchenlage bereits ausgebildet. Die innere Oberfläche der Eintrittsstelle des N. opticus ist nach *Bergmeister* und *Schenk* mit cylindrischen Zellen bedeckt.

Fig. 185.



Querschnitt durch die Augenanlage eines Kaninchenembryos vom 15. Tage der Entwicklung.

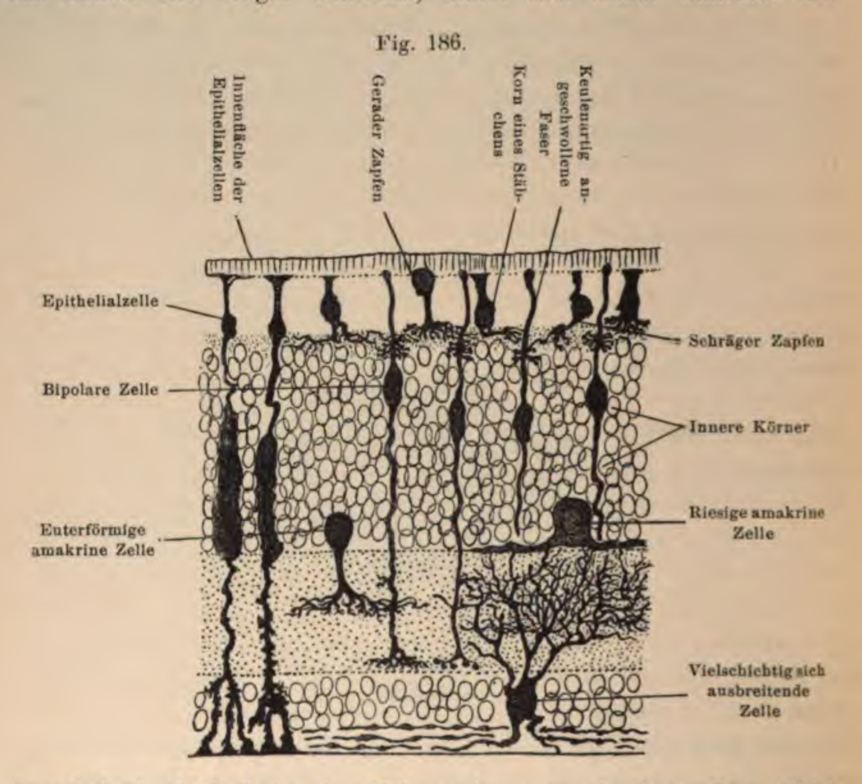
Manchmal zeigt die Netzhaut an Durchschnitten regelmässig angeordnete Falten, die bei Augen der Säugethiere und Vögel viel häufiger auftreten als bei niederen Thieren. An der Stelle, an der sich das Corpus ciliare bildet, tritt constant eine Falte in der Retina auf, indem der verdünnte Theil der Pars ciliaris retinae durch die Elemente des mittleren Keimblattes vorgewölbt wird.

Die Macula lutea fehlt in der embryonalen Retina und ist selbst beim Neugeborenen noch nicht vorhanden. Ihre Entstehungsweise ist bisher nicht genügend bekannt. Nach älteren Autoren, wie *Huschke*, ist sie ein Rest des Augenspaltes; nach *Manz* stellt die Fovea centralis den oberen Rest der Netzhautspalte dar. Nach *Würzburg* geht der Bildung der Macula lutea eine Faltenbildung der

Netzhaut voraus; doch kommt eine solche Faltenbildung, wie man sich an Durchschnitten durch das Säugethierauge leicht überzeugen kann, an verschiedenen Stellen der Retina vor (Fig. 185).

An jener Stelle, wo in späteren Stadien die Opticusfasern in das Innere des Auges eintreten, findet sich schon während des

Fig. 186.



Querschnitt durch die Retina eines Hühnerembryos vom vierzehnten Tage (*Golgi*sche Methode), nach *Ramón y Cajal*.

Embryonallebens eine Zellenlage aus cylindrischen Elementen (*Bergmeister*). Hier tritt frühzeitig eine Vertiefung auf, die bei Embryonen von Menschen und Säugethieren besonders deutlich ist und daher rührt, dass die Colobomränder an der Stelle, wo die Opticusfasern ins Auge treten, schwach umgekrämpt und verdünnt sind, während an den übrigen Theilen des Auges die Ränder aneinanderstossen. Da nun an dieser Stelle die Ränder nicht verwachsen, so ziehen die Opticusfasern in radiärer Richtung über die Einkrämpung

an die Netzhaut; dadurch entsteht eine Vertiefung, welche man als physiologische Excavation bezeichnet; bei verschiedenen Augen ist diese Excavation verschieden gross.

Die Opticusfasern erscheinen an der Eintrittsstelle dicker und verbreiten sich allmälig gegen die Peripherie.

Nach *Mihalkovics* zeigen sich beim Hühnerembryo die Opticusfasern am sechsten Tage nur im innersten Theile der Retinalspalte; am siebenten Tage treten sie schon in der Mitte der Retina auf und haben am achten Tage schon das vordere Ende der Retina erreicht.

Die Stützsubstanz der Retina setzt sich in den Opticus fort; nach *Schwalbe, Key* und *Retzius* kann man noch beim Erwachsenen eine grosse Menge Stützsubstanz zwischen den Bündeln finden.

Nach *Ramón y Cajal* findet man in der Retina des Hühnerembryos vom 14.—15. Tage alle Nervenzellen fast vollständig ausgebildet, sowohl die Ganglienzellen, deren Achsencylinderfortsatz sich in eine Opticusfaser fortsetzt, als auch die Ganglienzellen ohne Achsencylinderfortsatz (Amakrinenzellen) nach *Dogiel*; die Amakrinenzellen stehen nach *Cajal* den Neuroblasten gleich, weisen die verschiedensten Formen auf und bilden mehrere übereinander gelegene Plexus (Fig. 186).

Glaskörper, Zonula Zinnii, Linsenkapsel.

Diejenigen Elemente des Mesoderms, welche die erste Anlage des Auges umgeben, ziehen durch den Augenspalt in das Innere der secundären Augenblase und bilden das Material des Glaskörpers und die Membran, welche den Glaskörper überzieht, und enthalten auch die Blutgefässe des Glaskörpers. Die Elemente innerhalb des Glaskörpers sind bindegewebiger Natur und gestalten bald ihr Protoplasma zu einem faserigen Gewebe um, dessen Schichtung sich erst in den letzten Monaten der Entwicklung zeigt. Im embryonalen Zustande finden sich in diesem Gewebe zahlreiche Zellen, die aber in den letzten Stadien des Embryonallebens schwinden. *Kölliker, Schwalbe, Balfour* halten den Glaskörper für ein Bindegewebsproduct, während *Kessler* ihn als transsudierte Flüssigkeit auffasst. Aus den oberflächlichen Zellen bildet sich die Membrana hyaloidea als structurlose Haut, die nach den Befunden am Embryo nicht zur Membrana limitans interna gehört.

Innerhalb dieser mesodermalen Elemente verbreiten sich die Gefässe des Glaskörpers und ziehen an die Oberfläche der Linse. Wenn sich in den letzten Monaten der Entwicklung die Glaskörpergefässe zurückbilden, so bleibt nur ein kurzer Ast der A. centralis retinae erhalten, der von der Eintrittsstelle des N. opticus in den Glaskörper hineinzieht. Nach dem Schwinden dieses letzten Astes bleibt ein mit Farblösung leicht erfüllbarer kurzer Canal, Canalis hyaloideus, zurück.

Aus den mesodermalen Elementen entsteht auch die Linsenkapsel. Sie ziehen in Form einer streifigen, zahlreiche Zellen umschliessenden Membran, welche sich an die vordere und hintere Linsenwand anlegt (Zonula Zinnii), von der Linse gegen den Glaskörper; beim Menschen wird sie schon im vierten Monate sichtbar.

Die Linsenkapsel ist beim Menschen bereits im zweiten Embryonalmonate entwickelt, ebenso der Glaskörper; bei einigen niederen Wirbelthieren bildet der Glaskörper ein lockeres Netz.

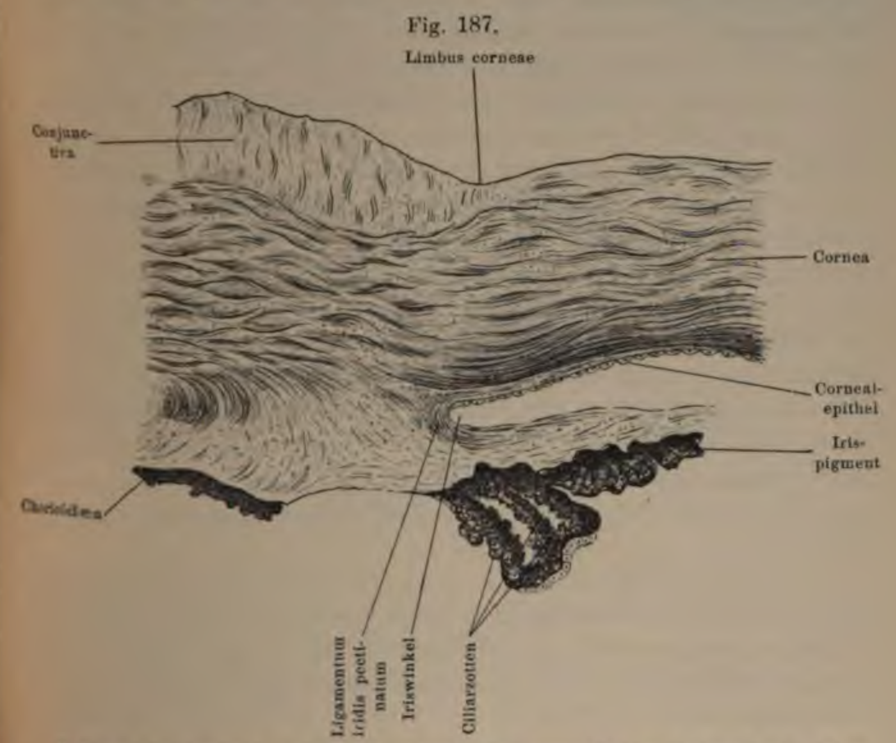
Die anfangs mit dem Glaskörper zusammenhängende Zonula Zinnii bildet sich nach *Angelucci* aus dem vorderen Theile des Glaskörpers.

Sklera, Uvea, Cornea.

Die Gebilde des mittleren Keimblattes, welche ins Innere des Auges gelangen, stehen im Zusammenhange mit den das Auge umgebenden Mesodermelementen. Bei manchen Thieren erscheint die Augenanlage schon zur Zeit, da das Linsenbläschen gebildet wird, von Mesodermelementen umgeben, welche die Anlage der Sklera, der Chorioidea, der Tunica propria corneae, der Membrana Descemeti, des inneren Cornealepithels, der Iris, des Corpus ciliare und des Ligamentum iridis pectinatum geben. Diese Mesodermanlagen lassen sich bis an die Gehirnoberfläche verfolgen, wo sie mit den Gehirnhäuten zusammenhängen. Die Gefässe der Gehirnoberfläche ziehen, ebenso wie dies beim Geruchsorgane beobachtet worden ist, nach aussen von den Nerven bis an die Augenblase heran und versorgen die Chorioidea mit Gefässzweigen; diejenigen Gefässe, welche mit den Mesodermelementen in das Innere des Auges ziehen, geben die Arteria centralis retinae, die Gefässe des Glaskörpers und die Gefässe der Linsenkapsel.

In den die Augenblase umgebenden Mesodermgebilden lässt sich eine oberflächliche dichtere und eine tiefere, locker gefügte, mit Gefässen versehene Schichte unterscheiden, welche mit einander anfangs innig zusammenhängen und die Anlage der Sklera und Chorioidea darstellen. Das ringsum gelagerte Bindegewebe ist locker

Fig. 187.



Radiärer Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryos von 16 *cm* Länge.

und enthält bei 5 *cm* langen menschlichen Embryonen die Anlagen der äusseren Augenmuskeln. Die ganze Orbita erscheint, da noch kein Fett vorhanden ist, ganz mit embryonalen Zellen erfüllt, die zur Bildung der Capsula Tenoni (Fascia bulbi) und des Muskelbindegewebes dienen.

Die Skleralelemente ziehen zwischen dem äusseren Epithel der Cornea und der äusseren Fläche der Linse und bilden am Rande eine dickere Lage, in der Mitte der Cornea dagegen eine anfangs dünnere

Lage. Die Cornealkörperchen liegen beim Embryo anfangs dicht aneinander. Bei menschlichen Embryonen von 8*cm* Länge sieht man bereits die Corneafasern deutlich.

Die tiefere, um die secundäre Augenblase gelegene Mesodermanlage betheiligt sich auch an der Bildung der Cornea, indem sich der Randtheil dieser Lage in zwei Lamellen spaltet, die von einander getrennt in radiärer Richtung zur Pupille ziehen. Die innere Lage wird von dem verdünnten pigmentierten Rande der secundären Augenblase überzogen und bildet zusammen mit dem Pigmente die Iris. Die äussere lockere Lage betheiligt sich an der Bildung der Cornea und lässt sich durch das lockere Gewebsgefüge von der übrigen Corneasubstanz unterscheiden. Die Uebergangsstelle dieser beiden Lamellen bildet das Ligamentum iridis pectinatum, welches bei menschlichen Embryonen zu einer Zeit, da die Membrana Descemeti noch nicht gebildet ist, bis an die Randpartien der Substantia propria corneae zieht, so dass hier auch Chorioidealelemente an der Bildung des Cornealgewebes theilnehmen (Fig. 187). Dadurch erklärt sich die Durchbohrung der Membrana Descemeti durch Chorioidealfasern (*Königstein, Macdonald*); diese Faserbündel sind nämlich schon vor der Bildung der Membrana Descemeti ausgebildet und hängen mit der Propria corneae zusammen (*Schenk, Zanfarino*).

Das Ligamentum iridis pectinatum ist bei menschlichen Embryonen grösser und hängt in einer verhältnismässig grösseren Ausdehnung mit der Cornea zusammen als beim Erwachsenen; dieses Verhalten bei Embryonen erinnert an ein ähnliches bei Fischen (*Leuckart*).

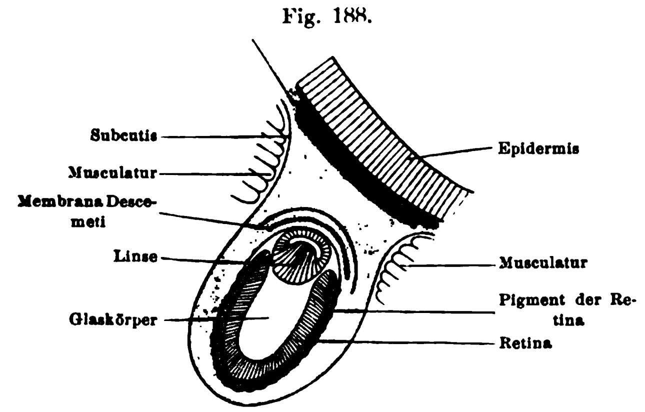
Dort, wo die Chorioidea in die Iris übergeht, wird die Pars ciliaris retinae anfangs in Form von leichten Falten nach innen gegen den Bulbus vorgewölbt; bald vermehren sich die Gefässe der Chorioidea, treten als Schlingen in diese Vorwölbungen ein, welche dann zu den Ciliarfortsätzen werden; beim Menschen und bei den Säugethieren tritt der Ciliarkörper erst dann auf, wenn die Bildung der Augenlider schon so weit vorgeschritten ist, dass sich die Lider nahezu berühren.

Nach *Lieberkühn* und *Kölliker* entsteht die ganze Corona ciliaris nur durch Wucherungen der Gefässe; diese Autoren stellen das primäre Auftreten von Falten in Abrede.

Bei menschlichen Embryonen finden wir anfangs des dritten Monates das Corpus ciliare und die Iris schon ziemlich weit ausgebildet und bereits pigmentiert. Die **Pigmentierung** ist anfangs am hinteren Umfange des Augenbechers am stärksten; später erscheint die stärkste Pigmentbildung am Corpus ciliare, welches viel dunkler als die Iris erscheint. Die Iris zeigt bis zum Abschlusse des Embryonallebens eine schwächere Pigmentierung als nachher.

Das Colobom in der Chorioidea, beziehungsweise der weisse Streifen, in dem das Pigment fehlt, ist beim menschlichen Embryo

Fig. 188.



Auge von Ammocoetes, unter der Haut liegend, nach *Balfour*.

im siebenten Monate geschwunden; am Ende der Schwangerschaft ist die Chorioidea noch ziemlich dünn.

Wenn das Auge bereits in allen seinen Bestandtheilen angelegt ist, gehen die Gewebselemente am inneren Rande der Cornea eine eigenthümliche Metamorphose ein, welche zur Bildung einer structurlosen Membran, der **Membrana Descemeti**, führt.

Anfangs fehlt die Lichtung der **vorderen Augenkammer**, indem die Linse direct der Cornea anliegt; erst nach vollständiger Entwicklung von Cornea und Iris bilden sich allmälig eine vordere Augenkammer und der darin enthaltene Liquor aus.

Rudimentäre Augen.

Wenn wir die Augen der Wirbelthiere verfolgen, so kommen wir bei einigen Classen auf verkümmerte Augen. Besonders ist das **Ammocoetesauge** (das Auge der blinden Larven von Petromyzon)

genauer studiert worden (Fig. 188). Die secundäre Augenblase ist sehr klein; die Linse ist ein epidermoidales Gebilde und schnürt sich bald ab, ohne dass eine Blase zu sehen ist, ein Vorgang, den wir auch bei der Linsenbildung der Teleostier (*Schenk*) finden. Das umgebende Mesodermgewebe wird in der Umgebung des hinteren Umfanges der Augenblase pigmenthaltig. Durch eine Andeutung eines Chorioidealspaltes zieht der aus dem Mesoderm stammende Glaskörper in das Auge. Die übrigen ins Auge ziehenden Mesodermelemente bilden ein dem Processus falciformis ähnliches Gebilde.

Die vordere Augenkammer entsteht erst spät. Die Hornhaut ist von der übrigen Haut kaum zu unterscheiden, und die Sklera ist nur wenig differenziert, die Cornea erscheint als eine verhältnismässig wenig veränderte Cutis und Epidermis.

Fig. 189.

Auge von Lizzia Koellikeri (Cnidarier), nach *Lankester*.

Gehirnaugen und Epidermisaugen. Augen bei wirbellosen Thieren.

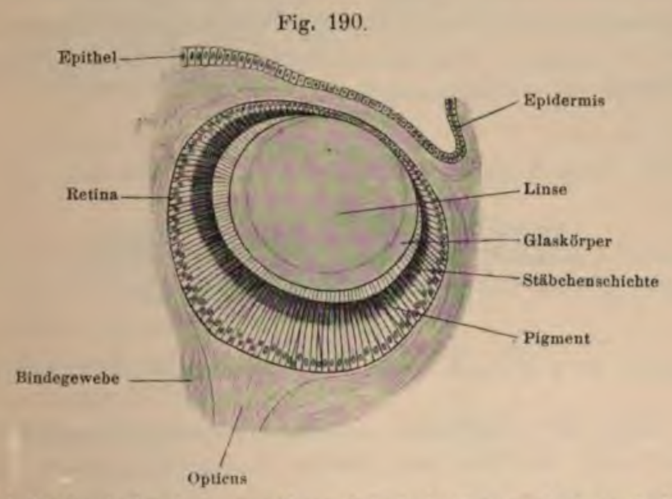
Wie aus der Schilderung der Entwicklung des Auges hervorgeht, wird ein Theil der an der Oberfläche liegenden Zellgebilde zu einem lichtpercipierenden Organ; dazu kommen später noch Cuticulargebilde als Linsenanlage hinzu. Das Organ zur Lichtempfindung liegt bei den meisten Thieren am Vorderende des Kopfes; doch können sich auch an anderen Stellen der Hautoberfläche Augen anlegen und entwickeln. So liegt bei den Hydrozoen das Auge an der Basis eines Tentakels und besteht aus einer Linse, die eine Verdickung der Cuticula darstellt, und aus dem percipierenden Theile des Bulbus, der aus Pigmentzellen und aus Sinneszellen besteht (Fig. 189). Die Sinneszellen besitzen Fortsätze, welche in Ganglienzellen übergehen.

Obgleich die verschiedenen Augen immer Elemente des Ektoderms sind, so unterscheidet man die Gehirnaugen und die Epidermisaugen. Bei den Gehirnaugen werden die lichtpercipieren-

den Elemente der Oberfläche durch Umformung zur Wandung des Centralnervensystems und erst dann zur Retina. Bei ihnen kommen die Zapfen und Stäbchen der Retina, die ersten Angriffspunkte des Lichtes, nach aussen vom Bulbus zu liegen. Bei den Epidermisaugen entsteht das Auge direct als einfache Vertiefung des Ektoderms, so dass diejenigen Gebilde, welche den Zapfen und Stäbchen entsprechen, nach innen vom Bulbus liegen.

Bei den Gastropoden nimmt das Auge seinen Ursprung aus dem Ektoderm, ist also ein Epidermisauge. Nach *Bobretzky* und *Fol*

Fig. 190.

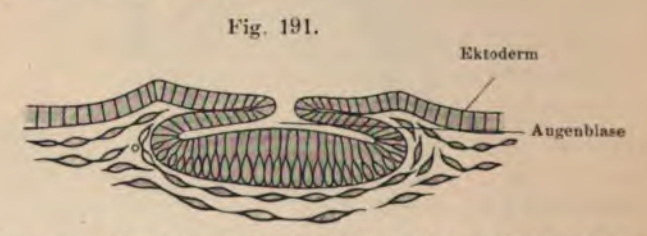


Durchschnitt durch das Auge von Murex brandaris (Gastropoden), nach *Hilger*.

entsteht das Auge aus einer anfänglichen Verdickung des Ektoderms, die später die Form einer Blase mit einer Pigmenthülle erhält. An der Innenwand der Blase entsteht die Retina, an welcher man nach der Differenzierung von innen nach aussen eine homogene Membran, eine Stäbchenschichte, Körnerschichte, Zellenschichte, Bindegewebsschichte und Nervenfaserschichte unterscheidet; die ersten drei Schichten bilden die vordere, die letzten drei Schichten die hintere Abtheilung der Retina. Als Ausscheidung der Zellen entstehen im Innern der Augenblase zwei Gebilde von starkem Lichtbrechungsvermögen und anfangs homogener Structur (Fig. 190). Nach *Salensky* steht die Bildung des Auges bei Vermetus mit der Einstülpung des Cerebralganglions im Zusammenhange.

Bei den Cephalopoden bilden nach *Grenacher, Bobretzky* und *Ray Lankester* die Augen anfangs flache Einsenkungen mit verdicktem Boden (Fig. 191). Wenn es zur Bildung des Augenbläschens kommt, so erscheint die innere Wand verdickt und wird zur Retina, während die äussere Wand zur Linse und zum Ciliarkörper wird. Das Sinnesepithel der Retina erscheint direct vom Wasser bespült, da das Augenbläschen nach aussen offen ist; beim Nautilus bleibt dieser Zustand zeitlebens erhalten. Bei den dibranchiaten Cephalopoden schreitet die Entwicklung weiter vor, indem sich die Augenblase vom Ektoderm abschnürt und zwischen die abgeschnürte Blase und die Epidermis Mesodermzellen eingeschoben werden. An der inneren Fläche der äusseren Augenblasenwand wird die Linse in Form eines zapfenförmigen Gebildes angelegt.

Fig. 191.



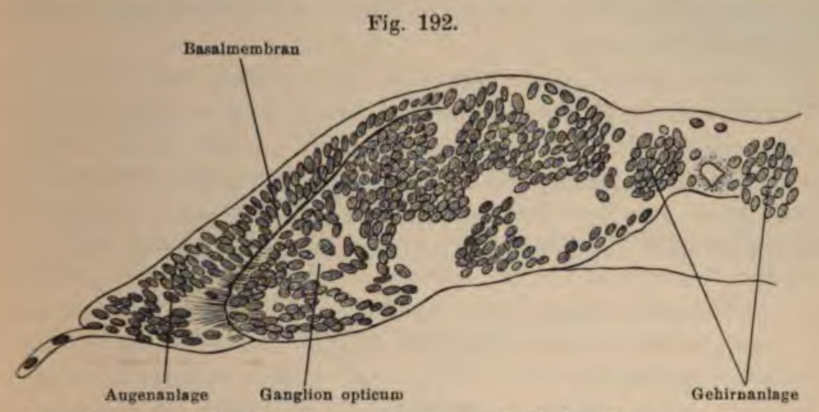
Querschnitt des Auges eines Loligoembryos (Cephalopoden), nach *Ray Lankester*.

Ueber der Augenblase entsteht eine zweite Einstülpung, von welcher sich ein Theil des Bodens an der Bildung der Linse betheiligt; sie bildet ein vorderes kleineres Segment der Linse. Die primitive Augenblase und die darüber liegende Einstülpung geben auch den Ciliarkörper; die mesodermalen Elemente zwischen den beiden Ektodermschichten liefern die Musculatur des Ciliarkörpers und das Stroma der Iris.

Bei den Arthropoden muss man einfache und zusammengesetzte Augen unterscheiden. Das zusammengesetzte Auge der Crustaceen wurde von *Bobretzky, Nussbaum, Claus* in seiner Entwicklung näher untersucht. Bei einigen Crustaceen, wie bei Branchipus, lässt sich die Anlage des Auges auf eine wulstförmige Wucherung aus dem Gewebe unterhalb der Epidermis zurückführen, stellt also gleichsam eine Hypodermiswucherung dar. Die oberflächlichen Partien dieser Wucherung werden zum Auge; das Gewebe in der Tiefe der Wucherung wird zum Augenganglion

(Ganglion opticum) umgestaltet, das mit dem Gehirn in Zusammenhang steht (Fig. 192). In der Tiefe dieser Wucherung bildet sich Pigment

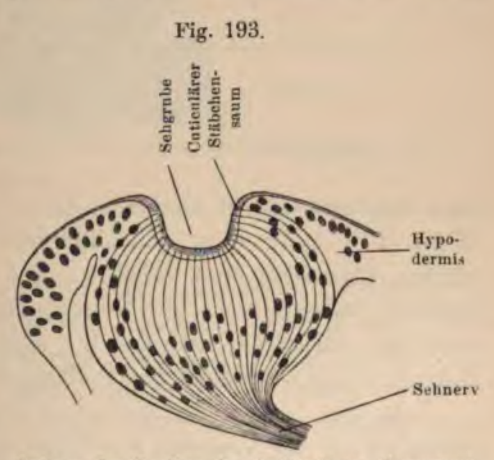
Fig. 192.



Querschnitt durch das Facettenauge eines amerikanischen Hummers (Homarus americanus), nach *Parker*.

aus. Aus der oberflächlichsten Schichte des mehrschichtigen Ektoderms bilden sich die Zellen der Krystallkegel, aus den tieferen Schichten des Ektoderms bilden sich die Pigmentzellen und die Retinulae. Gegen das Ganglion opticum zu bildet sich eine abgrenzende Membrana limitans (Basalmembran).

Fig. 193.



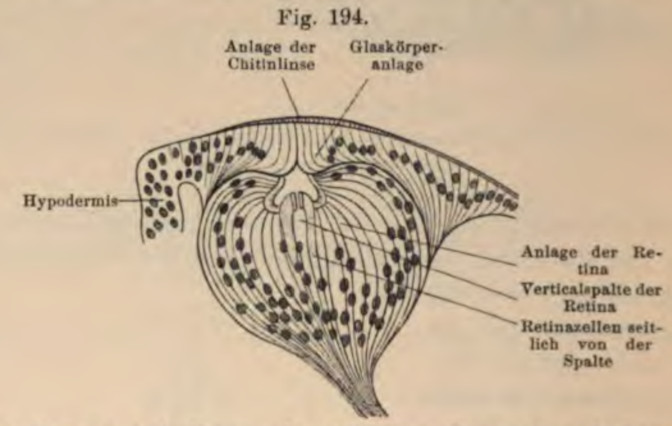
Anlage des Ocellus der Aciliuslarve (Insecten), nach *Patten*.

Bei den **Arachnoideen** muss man das **Seitenauge** und das **Mittelauge** unterscheiden. Die Augen entstehen als Einsenkungen der Epidermis; die eingestülpte Stelle wird zur Retina umgestaltet, die Randzellen erstrecken sich später in den mittleren Theil und scheiden die Linse ab. Zwischen den Sehzellen liegen einige Pigmentzellen. Erst später tritt der Sehnerv mit dem Auge in Verbindung.

Die Bildung der Mittelaugen bei den Arachnoideen steht mit den an der Entwicklung des Gehirns theilnehmenden Scheitelgruben in Beziehung; aus einem Theile der Scheitelgruben bildet sich je ein Mittelauge.

Die Ocellen oder einfachen Augen der Insecten bilden Einsenkungen im Ektoderm, welche sich bald zu einer abgeschlossenen Blase umwandeln; die innere Bekleidung gestaltet sich zu länglichen Retinalelementen, und die Linse entsteht als eine Ausscheidung dieser Blase. Der Nerv tritt später mit der Augenanlage in Verbindung. Manchmal stellt das einfache Auge nur eine Sehgrube (Napfauge)

Fig. 194.



Entwicklung eines Ocellus von der Aciliuslarve (Insecten), nach *Patten.*

vor, wie man sie in ähnlicher Weise auch bei einigen Mollusken findet (Fig. 193); diese Sehgrube wird von den Zellen der Randpartien überzogen und erhält so eine zweite Schichte. Die tiefer liegende Schichte wird zur Retina; aus der äusseren Schichte entsteht der Glaskörper und die Iris sammt dem Pigmente; aus dem Randtheile der oberflächlichen Zellen geht die Linse hervor (Fig. 194).

An den Larven der einfachen Ascidien findet man an der rechten Seite der vorderen Kopfblase ein einfaches Auge mit einem gegen die Hirnblase gelegenen lichtbrechenden Theil und einem Retinaltheil, der ein Abschnitt der Gehirnwandung ist. Dem lichtbrechenden Theile gehört die Linse an, die in eine Pigmentschichte eingebettet ist, aber erst an der ausgeschlüpften Larve auftritt. Die Retina besitzt cylinderförmige Zellen.

Die Entwicklung des Gehörorganes.

Die Anlage des Gehörorganes ist in ähnlicher Weise ursprünglich auf der Hautoberfläche zu suchen, wie wir dies an den anderen mit der Empfindung zusammenhängenden Organen finden. Bei allen Thieren, besonders bei den im Wasser lebenden Thieren, sind die schallempfindenden Gebilde aus Zellen zusammengesetzt, enthalten aber noch Concremente (Otolithen), deren Aufgabe es ist, die Schall-

Fig. 195.



Querschnitt durch den Kopf eines sechs Tage alten Lepidosteusembryos, nach *Balfour*.

schwingungen auf die mit Hörhaaren versehenen Zellen zu übertragen. Ob diese Organe bei den im Wasser lebenden Thieren nicht auch die Wahrnehmung von Bewegungen vermitteln, welche in der Nähe ausgeführt werden, soll hier nicht weiter erörtert werden.

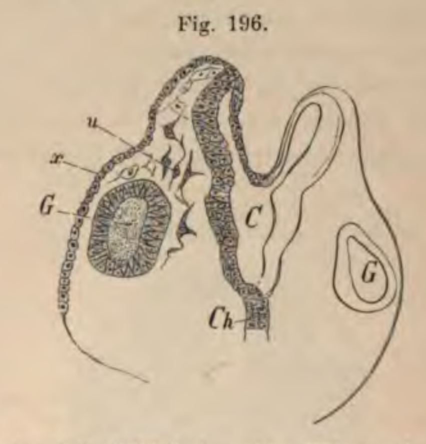
Alle Formen des Gehörorganes kommen einem grübchenförmigen oder bläschenförmigen Typus nahe; daher findet sich jene Form des Gehörorganes, welche wir bei niederen Thieren antreffen, auch bei den Embryonen der höheren Thiere in einem frühen Entwicklungsstadium.

Nebst den empfindenden Elementen betheiligen sich an der Bildung des Gehörorganes die mesodermalen Elemente; der schall-

empfindende Apparat wird aber zum grössten Theile aus ektodermalen Elementen gebildet.

Unterhalb der Augenblasen, in der Höhe der letzten Gehirnblase, findet man bei sämmtlichen Wirbelthierembryonen an der Oberfläche im äusseren Keimblatte, ähnlich der Linsenbildung, eine Verdickung. Die verdickte Stelle wird allmälig zu einer Vertiefung (Fig. 195) umgestaltet und als Labyrinthgrube bezeichnet. Diese schliesst sich in ähnlicher Weise wie die Linsengrube ab und wird zu einem blasenförmigen Gebilde, welches sich vom äusseren Keim-

Fig. 196.



Durchschnitt durch das Labyrinthbläschen eines Hühnerembryos. *C* Centralnervensystem; *u* Mesenchym; *x* äusseres Keimblatt; *Ch* Chorda dorsalis; *G* Labyrinthbläschen.

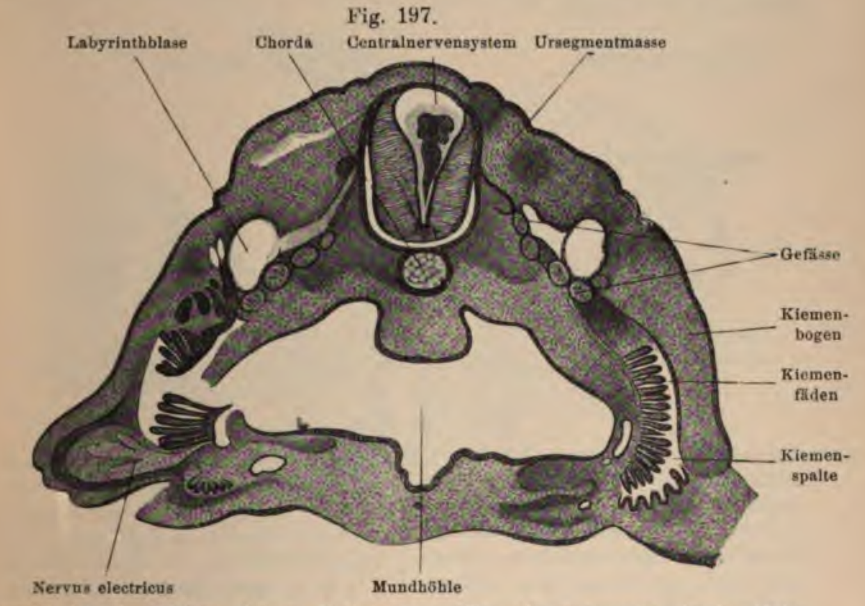
blatte abschnürt (Fig. 196). Das Bläschen, welches bald nach seiner Abschnürung von den Gebilden des mittleren Keimblattes umgeben ist, wird Labyrinthbläschen (Fig. 197) genannt.

Bei der Bildung des Labyrinthbläschens ist ein Unterschied zwischen den Individuen mit einer einzigen Zellenlage und den Individuen mit zwei Zellenlagen im Ektoderm wahrzunehmen. Bei den Individuen mit einer einzigen ektodermalen Zellenlage entsteht ein nach aussen offenes Grübchen, wie wir dies bei den Säugethieren, Vögeln, Elasmobranchiern beobachten können (Fig. 198). Bei jenen Individuen, deren äusseres Keimblatt aus zwei Zellenlagen besteht, wird das Grübchen aus der tieferen Zellenlage gebildet (*Schenk*), so dass ein nach aussen verdecktes Grübchen (Fig. 199) entsteht,

wie dies bei den Batrachiern und den Teleostiern zu sehen ist. Bei den Teleostiern ist anfangs die Labyrinthanlage eine solide rundliche Verdickung ohne Hohlraum.

Das Labyrinthbläschen steht einige Zeit mit der ektodermalen Zellenlage durch einen Zellstrang in Verbindung, der bei einigen Thieren, wie bei den Elasmobranchiern, durch längere Zeit hohl bleibt. Die umgebenden mesodermalen Elemente, welche früher das

Fig. 197.



Querschnitt eines 1·5 *cm* langen Embryos von Torpedo marmorata, in der Höhe des hintersten Abschnittes der Labyrinthblase.

Grübchen begrenzten, legen sich nun gleichzeitig mit der Ausbildung des Labyrinthbläschens um das Bläschen herum, so dass es von der Oberfläche gegen die Tiefe hin rückt. In späteren Entwicklungsstadien tritt dieses Einwärtsrücken noch deutlicher hervor; das Bläschen kommt hiebei mehr in die Nähe des Centralnervensystems zu liegen.

Die Zellenlagen, welche das Labyrinthbläschen umgrenzen, verdicken sich an dem Theile, welcher dem Gehirn näher liegt. Der obere Theil des Bläschens, welches allmälig oval wird, bildet sich zu einem hohlen Fortsatze um, der von *Reissner* beschrieben wurde und den Recessus labyrinthi bildet.

Bei vorrückender Entwicklung findet man an dem Labyrinthbläschen drei Abschnitte (Fig. 200). Der unterste Abschnitt zieht in Form eines länglichen Fortsatzes gegen die Gehirnbasis und zeigt an der dem Gehirn zugewendeten Seite eine verdickte Zellenlage; hier liegt die Ganglienmasse, welche sich längs des Acusticus fortsetzt und das Ganglion cochleare (spirale) bildet. Dieser Theil des Labyrinthbläschens ist anfangs schlauchförmig und biegt sich allmälig gegen das Gehirn zu. Aus diesem Abschnitte geht die Schnecke hervor.

Fig. 198.



Anlage des Labyrinths bei einem Hühnerembryo des dritten Tages. *C* Querschnitt des Centralnervensystems; *h* das von demselben abgeschnürte Hornblatt; *G* Gehörgrübchen, auf der einen Seite das Amnion (*Am*) vorüberziehend; *ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *H* Herzanlage.

Fig. 199.



Querschnitt durch die Anlage des Labyrinths von Bufo cinereus. *x* Aeussere Schichte und *y* innere Schichte des äusseren Keimblattes; *u* Mesenchym; *c* Centralnervensystem; *ch* Chorda dorsalis; *g* Labyrinthgrübchen; *D* Entoderm.

Jener Abschnitt dagegen, der in der Höhe des Recessus labyrinthi liegt, bildet die Grundlage für die drei Bogengänge.

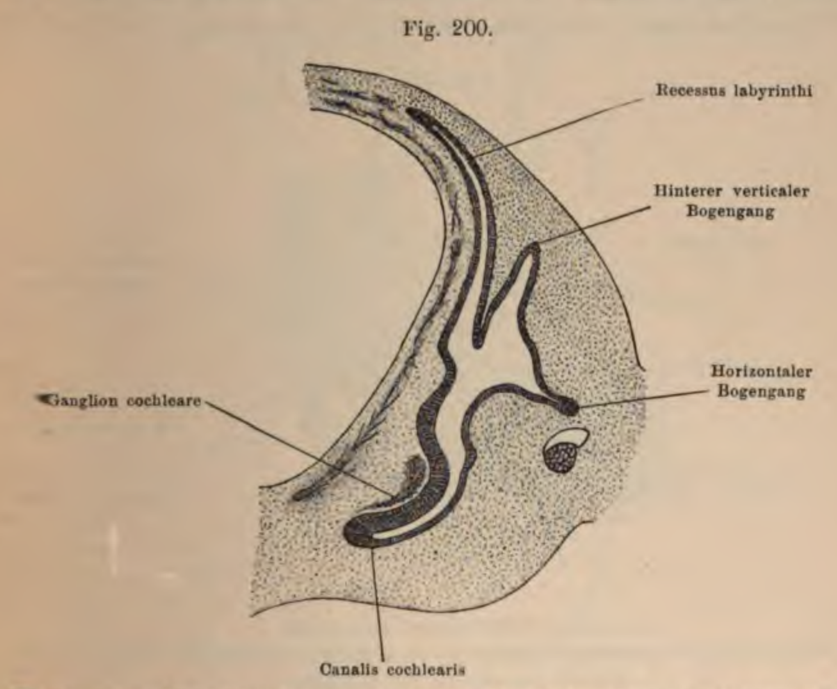
Der Raum zwischen diesen beiden Abschnitten verbindet die Bogengänge mit der Schnecke; eine schwache Einkerbung zeigt die Grenze zwischen Utriculus und Sacculus an.

Die Elemente, welche die einzelnen Abschnitte auskleiden, bilden nur die epithelialen Zellen und die zur Empfindung dienenden Endgebilde im Gebiete des Labyrinths. Die mesodermalen Elemente, welche diesen Gebilden unmittelbar anliegen, werden zu den verschiedenartigen Bindesubstanzen, die sich sowohl in den Bogen-

gängen als auch in der Schnecke finden. Die vom Nervensystem vorgeschobenen nervösen Elemente liegen nun in den mesodermalen Gebilden, welche das Labyrinthbläschen umgeben, und stehen mit dem Centralnervensystem in Verbindung (Fig. 201).

Durch Ausbuchtungen der Ektodermelemente, welche in ihrer Entwicklung durch eine Art Leistenbildung unterstützt werden, die

Fig. 200.

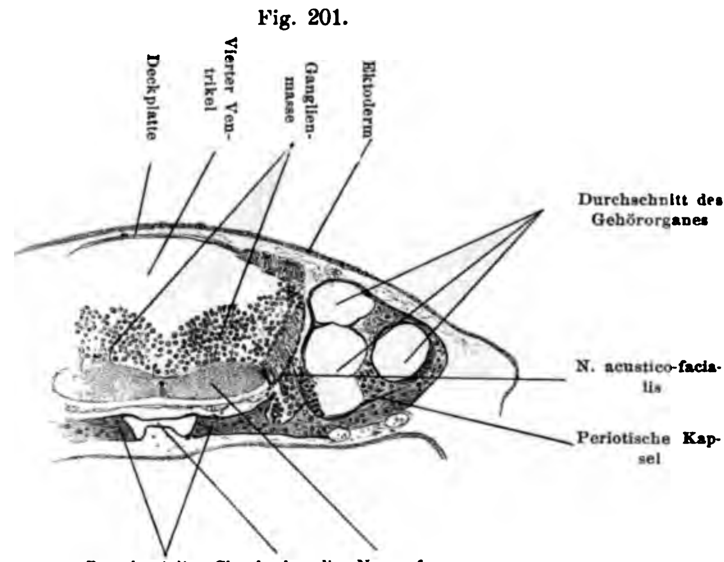


Senkrechter Durchschnitt durch die Hälfte des Kopfes eines 2 *cm* langen Schafembryos.

von den Mesodermelementen ausgehen, kommt es zur Bildung der Canales semicirculares, welche anfangs mit dem Hohlraume des Utriculus in Verbindung stehen. Bald vereinigen sie sich in der Mitte, bleiben aber an den Einmündungsstellen, welche sich frühzeitig zu den Ampullen erweitern, offen. Nach *Krause* wird der horizontale Bogen für sich angelegt, während sich die beiden verticalen Bögen aus einer gemeinsamen taschenartigen Vertiefung entwickeln.

Anfangs liegen die epithelialen Gebilde der Bogengänge dicht den mesodermalen Elementen an, so dass zwischen den Bogengängen und der knorpeligen Umgebung kein Zwischenraum erscheint. Bald darauf wird der gebildete Canal ausgeweitet, aber nicht so sehr im Gebiete der abgeschlossenen ektodermalen Gebilde als in deren Umgebung. Dabei bilden sich Bindegewebsfäden (Fig. 202), welche die ektodermalen Elemente an der Wandung fest erhalten, wodurch die Fixationsbänder entstehen. Der in der Umgebung der Canales

Fig. 201.



Querschnitt durch einen Tritonembryo in der Höhe des vierten Ventrikels.

semicirculares entstehende weitere Raum wird gleichfalls von Bindegewebszügen durchzogen und umgeben, von denen einige besonders stark werden und wieder eine Art Ligament bilden; man findet dieses Ligament bei menschlichen Embryonen bereits im sechsten Monate.

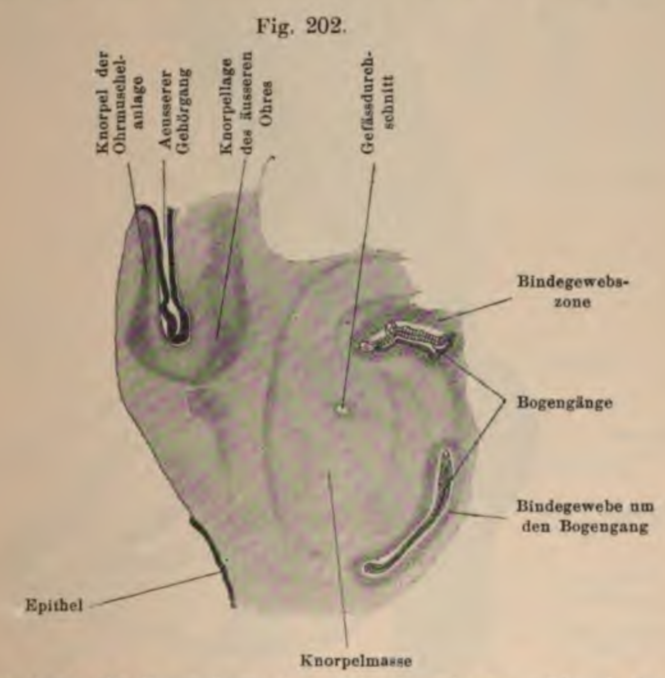
Die Verknöcherung der Wandung der Bogengänge tritt später auf als die Verknöcherung der Gehörknöchelchen.

Der Utriculus und der Sacculus werden von einander durch scharf vorspringende mesodermale Leisten getrennt, so dass ihre Communication enge bleibt. An der Communicationsstelle ist auch der Recessus labyrinthi zu finden; von der Communicationsstelle schneckenwärts kommt man in den Sacculus und aus

diesem wieder durch eine schwache Einschnürung in den Canalis reuniens.

Die ektodermalen Elemente zeigen eine Umwandlung in platte Zellen und breiten sich an der inneren Oberfläche des häutigen Labyrinths aus. Nur an den Stellen, wo sie mit den Nerven zu-

Fig. 202.



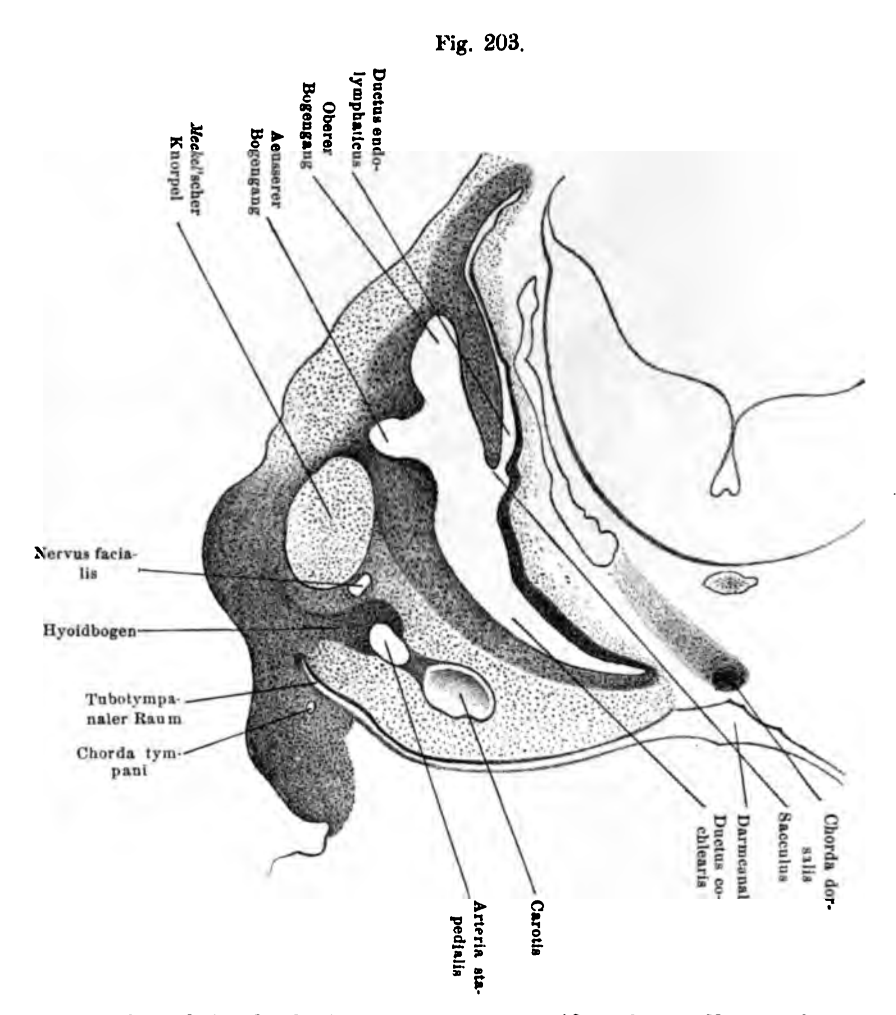
Durchschnitt durch die Bogengänge eines Schweinsembryos, während der Verknorpelung der periotischen Kapsel.

sammenhängen, werden sie cylindrisch und mit Haaren ausgestattet, wie wir dies an der Crista acustica, in den Ampullen und in der Maculae acusticae des Vorhofes beobachten.

Das Bindegewebe, welches um die ektodermalen Elemente gelagert ist, wird nach und nach rareficiert, und zwar in der ganzen Ausdehnung der Bogengänge in ziemlich gleichmässiger Weise. Endlich entsteht durch eine regressive Metamorphose einerseits und durch ein dichtes Aneinanderlegen des embryonalen Bindegewebes zu breiteren Zügen in den Bogengängen ein weiter, mit Flüssigkeit ausgefüllter Raum (Ductus endolymphaticus, Fig. 203).

Aehnlich wie bei der Anlage der Bogengänge, treten auch Aenderungen der ektodermalen Elemente im Sacculus und Utriculus

Fig. 203.

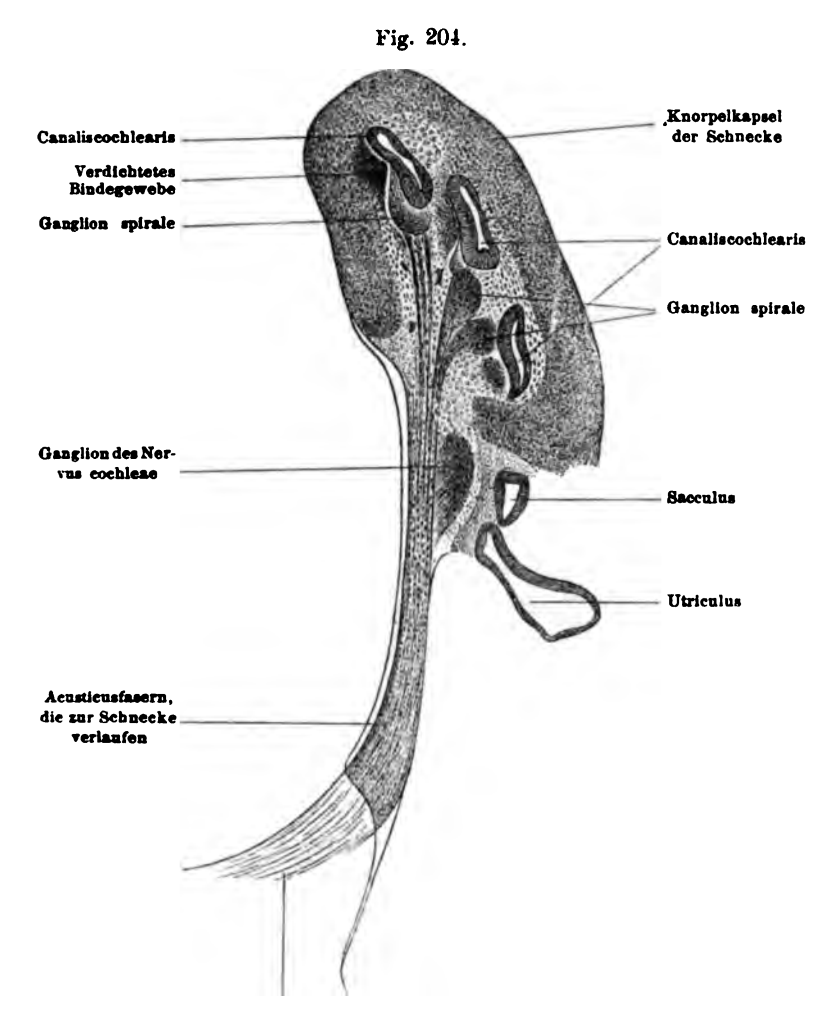


Horizontaler Schnitt durch den Hyoidbogen eines 16 *cm* langen Katzenembryos.

auf, nur dass die Zellen an einzelnen Stellen verdickt erhalten bleiben. Sowohl der Sacculus als auch der Utriculus zeigen sehr früh die Maculae acusticae. Bei einem Rindsembryo von 35 *mm* sah *Kölliker* deutlich die beiden Maculae aus mehreren Reihen von

Zellen bestehend und an der Oberfläche mit kleinen Hörhaaren versehen.

Fig. 204.



Durchschnitt durch die Schnecke eines 3·5 *cm* langen Schafembryos, nach *Böttcher.*

Die Schnecke.

Der untere Theil des Labyrinthbläschens bildet sich, wie wir oben gesehen haben, zu jenem Theile des Labyrinths aus, den man als den wesentlichen Abschnitt des spiralig ziehenden Raumes be-

trachtet und Ductus cochlearis benennt. Er verlängert sich anfangs in einen blind endigenden, röhrenförmigen Abschnitt (Cupula), von dem ein Theil zur Schnecke und ein Theil zum Sacculus umgeformt wird. Die Vereinigung zwischen beiden Theilen bildet den Canalis reuniens, der beim Embryo eine offene breite Communication, beim Erwachsenen aber eine enge Verbindung darstellt.

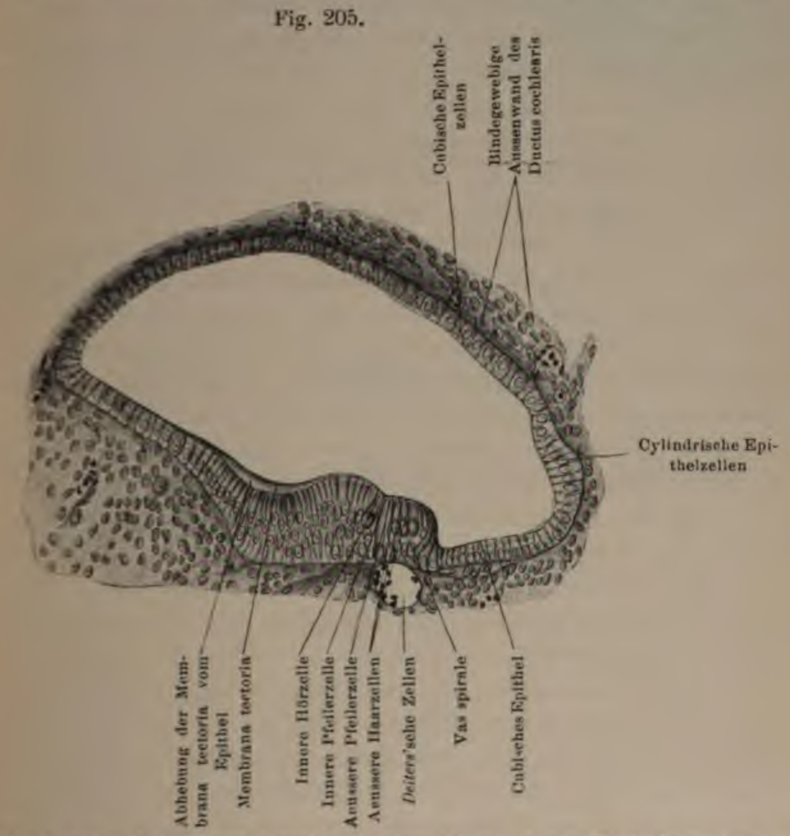
Die Zellen, welche dem Centralnervensystem näher liegen, sind niedriger als die an der entgegengesetzten Circumferenz des Rohres; die Ganglienzellen liegen gegen die Innenseite des Rohres, welches anfangs schwach concav erscheint und sich später beim Weiterwachsen des Rohres in Spiralform anlegt. Das Ganglion wird mit der Schnecke ebenfalls in die Form einer Spirale ausgezogen und stellt das obenerwähnte Ganglion spirale vor. Auf den Durchschnitten sieht man die einfach röhrenförmige Schnecke mehrmals durchschnitten. Die Durchschnitte zeigen gleichfalls in jenem Theile der Wandung, wohin die Nervenfasern ziehen, die Epithelzellen des Ektoderms verdickt, während die übrige Wandung aus einer einzigen Lage von niedrigen Zellen besteht (Fig. 204).

In diesem Entwicklungsstadium sehen wir an den Querschnitten der Schnecke nur den Querschnitt des Ductus cochlearis, umgeben von Bindegewebe, durch welches der Nerv gegen die höhere Zellenlage hinzieht.

Der Ductus cochlearis erscheint anfangs rundlich, später ist er mehr plattgedrückt, so dass der dem Nerven zugekehrte Theil die dickere, höhere Zellenlage führt. Durch Wachsthumsvorgänge im mesodermalen Abschnitte der Umgebung werden die bindegewebigen Gebilde um die Elemente des Ductus cochlearis dichter und durch Vorsprünge wird die Gestalt des Bläschens mehr dreieckig. An diesem dreieckigen Bläschen lockert sich das Bindegewebe und seine Elemente weichen auseinander. Die Elemente unterliegen theilweise einer regressiven Metamorphose durch Verfettung (*Hertwig*). Dadurch entstehen zwei Ausweitungen neben dem Labyrinthbläschen, welche die Scala tympani und die Scala vestibuli vorstellen. Beide Räume sind anfangs nur in der Nähe der ersten Windung ausgebildet und ziehen von hier allmälig gegen die Cupula der Schnecke, wo sie ineinander übergehen. Auf dem Querschnitte der Schnecke sieht man dadurch drei Scalen: Scala vestibuli, Scala tympani und dazwischen die Scala media (Ductus cochlearis).

Die Scheidewand zwischen dem Ductus cochlearis und der Scala vestibuli wird von einer niedrigen Zellenlage des Ductus cochlearis und durch Bindegewebszüge gebildet; von ihr zieht sich eine Zellenlage an der Aussenseite des Schneckenganges fort und geht

Fig. 205.



Durchschnitt durch den Ductus cochlearis eines $5^1/_2$ *cm* langen Kaninchenembryos, nach *Baginsky*.

in den basalen Theil des Schneckenganges über; an diesem liegt die Anhäufung der höheren Cylinderzellen, welche von einander noch nicht differenziert erscheinen und die Anlage für das *Corti*'sche Organ bilden. Die Bindegewebszüge in der Scheidewand zwischen dem Ductus cochlearis und der Scala vestibuli erscheinen theils zu einer dickeren, theils zu einer dünneren Lage geordnet; erstere bildet die Lamina spiralis ossea, letztere die Membrana basilaris.

Zwischen den Elementen der Lamina spiralis ossea ziehen auch die Nervenfasern, welche nach der Verknöcherung der Bindegewebsmasse in die Knochensubstanz zu liegen kommen, so dass die Knochensubstanz von Nervenbündeln durchbohrt wird. Dieser Theil wird als Habenula perforata bezeichnet.

Die einzellige Lage, welche die Scala vestibuli vom Ductus cochlearis trennt, flacht sich allmälig ab, wird zur Membrana Reissneri und setzt sich in die Seitenwandung fort bis zu jener Stelle, wo das dem Mesoderm entspringende Ligamentum spirale anfängt, und biegt von da um bis zur dichteren Anhäufung höherer Zellen, welche die Lamina spiralis ossea erreichen.

In späteren Stadien differenzieren sich diese höheren Zellen zu den *Corti*'schen Zähnen, die nach *Böttcher* Theilungsproducte einer einzigen Zelle darstellen (Steg und Saite). Nach aussen von den *Corti*'schen Zähnen entstehen die äusseren *Corti*'schen Zellen und die *Deiters*'schen Zellen; jene Zellen, welche nach innen liegen, heissen innere *Corti*'sche Zellen (Fig. 205 und 206).

Die Membrana reticularis ist als Cuticularausscheidung zu betrachten.

Die als Fusszellen bezeichneten Gebilde sollen Reste von Zellen sein, aus denen die *Corti*'schen Zähne hervorgegangen sind.

Der Entwicklungsgang der Schnecke und ihrer Elemente schreitet allmälig von der Basis zur Spitze fort. Die Verknöcherung tritt erst später auf.

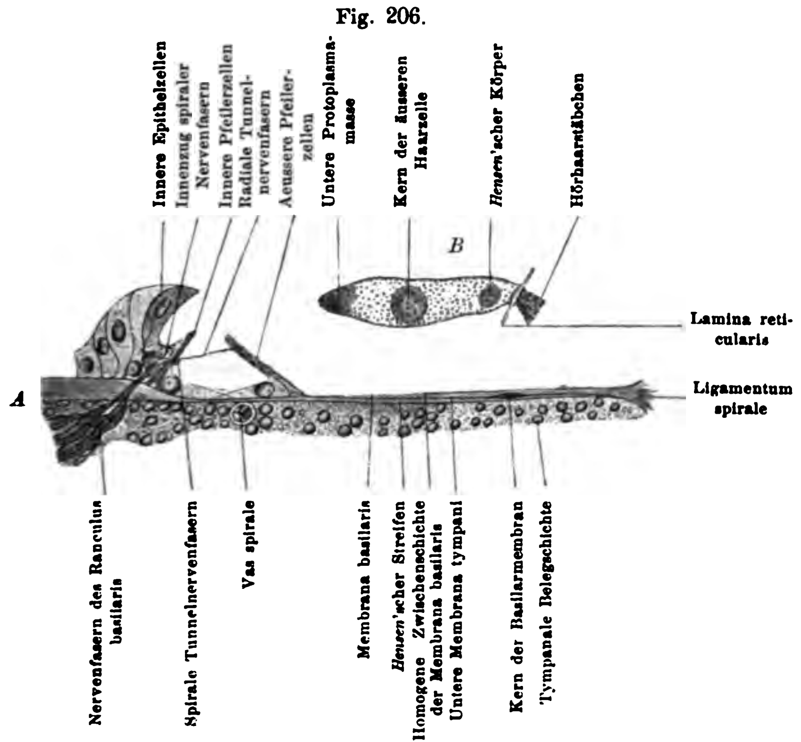
Das Ektoderm kleidet noch einen grossen Theil des Mittelohres aus, ferner wird das äussere Ohr, die äussere und die innere Fläche des Trommelfells von Ektoderm überdeckt; die anderen Theile des Ohres, die aus dem Mesoderm stammen, und die accessorischen Theile des Gehörorganes können wir erst dann besprechen, bis wir die Veränderungen im Mesoderm und die weitere Entwicklung der Kiemenbögen und der Mundhöhle genauer beschrieben haben werden.

Bei vielen wirbellosen Thieren, besonders bei den im Wasser lebenden Thieren, befindet sich das Gehörorgan auf der Oberfläche des Thieres und nimmt stets seinen Ursprung aus dem Ektoderm. Solche umschriebene Hörregionen können an den verschiedensten Theilen der Körperoberfläche vorkommen, zuweilen sind sie in besondere Taschen eingesenkt; einige ihrer Zellen bekommen Haare

(**Hörhaare**), in anderen Zellen kommt es zur Ablagerung anorganischer Substanzen (**Otolithen**). Bei einigen **Arthropoden** kommt noch eine zweite Ektodermbildung als Trommelfell mit einem **Chitinring** hinzu.

Unter den **Crustaceen** wurde bei Astacus von *Reichenbach* und bei Mysis von *Nussbaum* constatiert, dass die Anlage des Gehör-

Fig. 206.



A Radialer Verticalschnitt der Papilla acustica basilaris eines achtmonatlichen menschlichen Embryos, nach *Retzius*.

B Eine isolierte äussere Haarzelle aus der Spitzenwindung eines neugeborenen achtmonatlichen Kindes, nach *Retzius*.

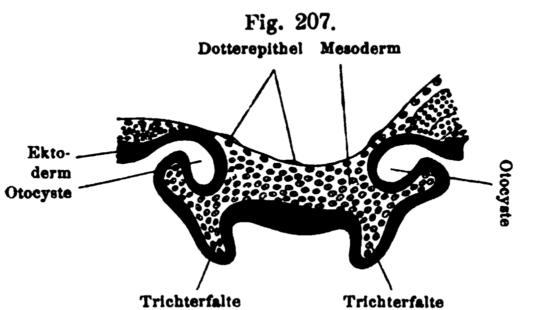
organes als Einstülpung am Basalgliede der Antennen entstehe. Das ektodermale Sinnesepithel bildet sich in Form von **Hörleisten** aus, welche mehrschichtige Zellenlagen darstellen.

Bei den **Gastropoden** treten zu beiden Seiten der Fussanlage an den Larven Otolithenblasen auf, die durch eine Einsenkung des Ektoderms entstehen, vom Gehirne aus innerviert werden und sich

vom Ektoderm abschnüren. Die Auskleidung wird von einer anfangs hochcylindrischen Zellenschichte gebildet, die sich später theilweise abplattet. An der ventralen Seite ist die Bläschenwand dicker; hier entstehen die Otolithen, welche sich von der Wand ablösen; inzwischen bilden sich die Sinneshaare an den die Otolithen umgebenden Zellen aus und werden gleichsam zu Stützen der Otolithen.

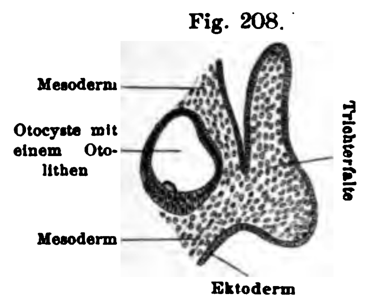
Mit dem Studium des Gehörorganes bei Cephalopoden beschäftigten sich *Kölliker* und *Grenacher*. Das Gehörbläschen (Otocyste) steht während längerer Zeit mit der Aussenwelt durch einen schmalen Gang (*Kölliker*'scher Gang) in Verbindung (Fig. 207),

Fig. 207.



Querschnitt durch die Trichtergegend eines Embryos von Loligo vulgaris (Cephalopoden), nach *Korschelt*.

Fig. 208.



Sagittalschnitt durch die Trichtergegend eines Embryos von Loligo vulgaris (Cephalopoden), nach *Korschelt*.

der noch beim ausgebildeten Thiere als Anhang zu sehen ist und nach *Balfour* mit dem Recessus vestibuli der höheren Thiere in Vergleich gebracht werden kann. Gegenüber der Abgangsstelle des *Kölliker*'schen Ganges verdickt sich das Epithel zur Crista acustica, deren Zellen feine Härchen (Sinneshaare) erhalten, und hier findet die Ausscheidung des bohnenförmigen oder rundlichen Otolithen statt (Fig. 208). Nach *Grenacher* zieht ein fibrillär gestreifter Strang als Nervenstrang zu der Crista acustica hin. Die beiderseitigen Gehöranlagen rücken einander allmälig näher.

Bei den Ascidien sollen nach *Kowalewsky* die Otolithenzellen aus der dorsalen Wand des Gehörbläschens entstehen und erst dann secundär an die Ventralfläche des Gehörbläschens rücken.

Die Entwicklung des Geruchsorganes.

Eine Verdickung im äusseren Keimblatte zu beiden Seiten der ersten Gehirnblase, welche in eine allmälige anfangs seichte Vertiefung übergeht, ist das erste sichtbare Geruchsorgan der höheren

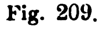
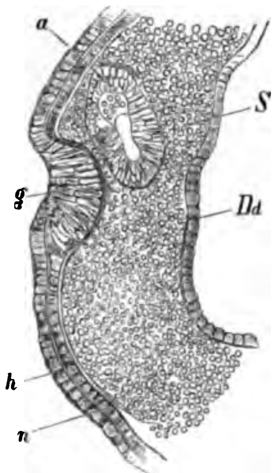


Fig. 209.



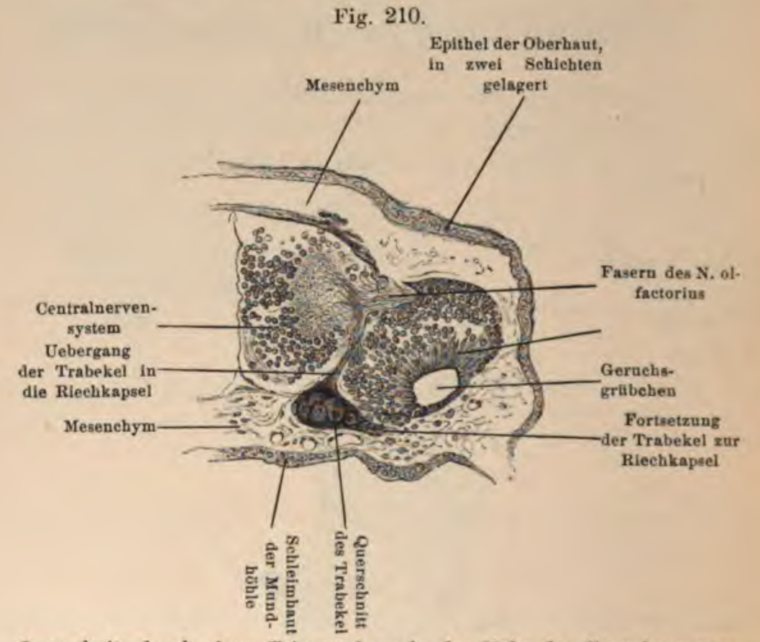
Durchschnitt durch das Geruchsgrübchen eines zwei Tage alten Embryos von Bufo cinereus. *a* Auge seitlich angeschnitten; *g* Geruchsorgan; *h* äussere und *n* innere Schichte des Ektoderms; *S* Mesenchymzellen; *Dd* Centralnervensystem.

Wirbelthiere (Fig. 209). Hier kommt es nicht zum Abschlusse des Grübchens wie bei der Linsen- und der Labyrinthblase, sondern das Geruchsgrübchen persistiert während der ganzen embryonalen Periode und bleibt auch in ähnlichem Zustande im extrauterinalen Leben. Bei denjenigen Thieren, deren äusseres Keimblatt aus zwei Zellenlagen besteht, wird die Grube gleich nach ihrem Entstehen

von diesen zwei Zellenlagen umschlossen (Fig. 210), während bei den übrigen Wirbelthieren eine Trennung in zwei Lagen erst nach weiterer Ausbildung des Geruchsorganes in der Regio respiratoria zu finden ist.

Die paarige Anlage des Geruchsorganes fehlt bei einigen Thieren, wie bei den Cyclostomen. Bei Petromyzon ist bei der aus der Eihaut ausgetretenen Larve unmittelbar vor dem Munde das

Fig. 210.



Querschnitt durch einen Tritonembryo in der Höhe des Geruchsorganes.

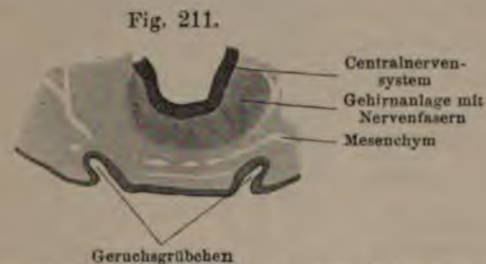
Geruchsgrübchen zu sehen, welches sich bald vertieft; dabei vereinigt es sich und wird mit Wimpern bedeckt. Ob nun diese unpaarige Bildung durch das Zusammenziehen der beiden ursprünglichen Geruchsgrübchen bei der ersten Entwicklung entstanden ist, lässt sich nicht nachweisen. In späteren Stadien theilt sich das Organ durch eine Medianfalte in zwei Hälften.

Bei Myxine communiciert das Geruchsorgan durch den Gaumen mit der Mundhöhle.

Bei den höheren Wirbelthieren zeigt sich das Geruchsgrübchen anfangs an der Oberfläche als eine scharf begrenzte Stelle mit e

höhten Epithelzellen (Fig. 211), in deren Umgebung nach aussen vom Grübchen die Elemente des Mesoderms liegen. Die Zellen stehen mit ihrem Längsdurchmesser in radiärer Richtung dicht neben einander, etwa wie die Steine eines römischen Bogenbaues. Sie stützen sich auf diese Weise, und wenn das mechanische Moment berücksichtigungswert ist, scheint es möglich, dass bei einer Vermehrung der Elemente des Mesoderms ein beträchtlicher Widerstand ent-

Fig. 211.



Querschnitt des Geruchsorganes eines vier Tage alten Hühnerembryos.

gegengestellt wird und bei einer Vertiefung des Grübchens die an der Kuppe befindlichen Elemente immer mehr in die Tiefe rücken,

Fig. 212.



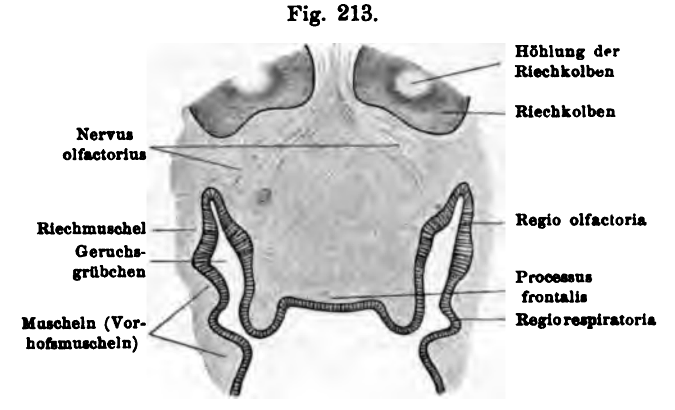
Querschnitt des Geruchsorganes eines 123 Stunden alten Hühnerembryos.

während die Zellen, welche den Rand des Grübchens bilden, durch die mesodermalen Elemente über das ursprüngliche Niveau erhoben werden; die Randpartien werden nach und nach in die Vergrösserung des Geruchsgrübchens einbezogen und erscheinen bedeutend niedriger als die an der tiefsten Stelle des Geruchsgrübchens liegenden Zellen (Fig. 212). Dadurch sind wir in der Lage, von Anfang an an dem Geruchsgrübchen zwei Regionen zu unterscheiden, die Regio respiratoria und die Regio olfactoria. Erstere enthält das anfangs cubische oder niedrig cylindrische Epithel der embryonalen Nasen-

höhle, die letztere das Substrat für das Flimmerepithel und für die sogenannten Riechzellen der Regio olfactoria (Fig. 213).

Die Grube, welche nach aussen offen ist, erscheint anfangs längsoval; die paarige Anlage dieser Grube wird durch den Stirn-

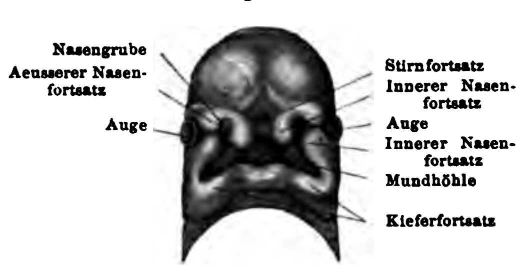
Fig. 213.



Querschnitt des Geruchsorganes eines Hühnerembryos vom sechsten Tage der Bebrütung.

fortsatz getrennt, eine zellige Masse, welche vom Ektoderm überzogen wird und vom häutigen Schädel gegen die Mundhöhle hinzieht.

Fig. 214.



Gesicht eines 8 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

So kommt es zu einer mit der Mundhöhle communicierenden Nasenfurche. Dadurch, dass sich diese Furche zu einem Gange umgestaltet, entsteht eine äussere und eine innere Nasenöffnung, von denen die letztere gegen die Mundhöhle offen ist.

Die Nasenfurche wird nach aussen und nach innen von einem äusseren und von einem inneren Nasenfortsatze begrenzt. Der

äussere Nasenfortsatz ist ein mesodermaler, vom Ektoderm überkleideter Längskamm, der zwischen Nasenhöhle und dem Auge steht; der innere Nasenfortsatz ist der begrenzende Seitentheil des Stirnfortsatzes (Fig. 214). Beide Nasenanlagen stehen in diesem Stadium der Entwicklung verhältnismässig viel weiter von einander ab als beim Erwachsenen, weil beim Embryo in früheren Entwicklungsstadien der Stirnfortsatz ziemlich breit ist.

Die Verbindung zwischen Mund- und Nasenhöhle ist bei den einzelnen Embryonen der verschiedenen Thierclassen erhalten. In diesem Zustande münden die äusseren Nasenlöcher an die äussere Oberfläche; die gegen die Mundhöhle gerichtete Oeffnung der Furche wird nach aussen zu durch einen Abschnitt des später zu beschreibenden Processus orbitalis von der Mundhöhle getrennt. Dadurch entsteht neben dem äusseren Nasenloch noch ein inneres Nasenloch. Die äusseren Nasenlöcher sind zumeist nach vorne gelagert; bei den Amphibien liegen sie dem Mundrande nahe; anfangs sind sie rundlich, später stellen sie sich als Spalten in der Richtung von vorne nach hinten dar.

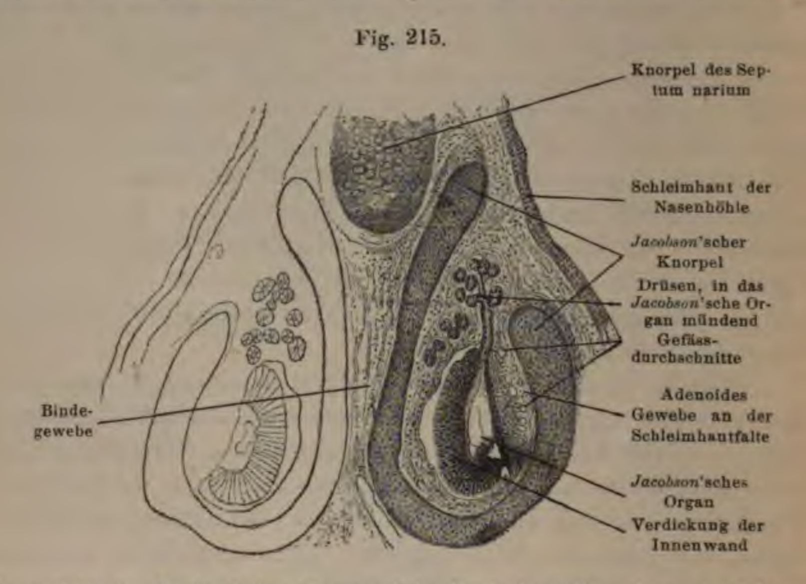
Die Aenderungen, denen das Grübchen unterliegt, gehen mit einer Vergrösserung der inneren Oberfläche des Geruchsorganes einher. Meist geschieht dies dadurch, dass die unter dem Ektoderm befindlichen mesodermalen Elemente verhältnismässig stark wuchern, sich vermehren, über das ursprüngliche Niveau des Grübchens hinausragen. Ein Theil der Umgebung des Geruchsgrübchens wird zur Vergrösserung der Regio respiratoria verwendet; dies nimmt mit der Entstehung der Nasenfortsätze seinen Anfang.

Die Communication mit der Mundhöhle bleibt hiebei durch längere Zeit erhalten. Bei einigen Thieren ist sie spaltförmig, bei anderen Thieren wird die Communication auf ein Minimum, den *Stenson*'schen Gang, reduciert, und beim Menschen schwindet die Communication bis auf das Foramen incisivum.

Die Oberfläche der Nasenschleimhaut wird beim menschlichen Embryo nach der Trennung der Nasenhöhle von der Mundhöhle vergrössert, und es bildet sich ein weicher und ein harter Gaumen. Im dritten Monate ist diese untere Fläche der Nasenhöhle bereits ausgebildet. Noch vor der Trennung von Mund- und Nasenhöhle zieht der Stirnfortsatz nach abwärts, wobei die beiden Nasenhöhlen sich einander nähern; dadurch wird abermals eine Vergrösserung der

Oberfläche der Nasenhöhle gegeben. In diesem nach abwärts ziehenden Fortsatze wird bald ein Theil knorpelig umgestaltet (Septum narium), er ist ebenso wie der übrige Theil der Nasenschleimhaut von einem Cylinderepithel bedeckt; die Nase zeigt in diesem Entwicklungsstadium aber noch keinerlei Anlagen drüsiger Gebilde. An der Nasenschleimhaut tritt auch ferner eine Einstülpung an einer Stelle des unteren Theiles des Septums auf und bildet die Anlage

Fig. 215.



Querschnitt des *Jacobson*'schen Organes beim Kaninchenembryo in vorgerückteren Entwicklungsstadien.

des *Jacobson*'schen Organes; diese Einstülpung besitzt ein anfangs niedriges Epithel, welches allmälig höher wird und sich zu einer Art Sinnesepithel umgestaltet. Bald schliesst sich die Einstülpung zu einem Grübchen ab, erhält einen dem Mesoderm entstammenden bindegewebigen Ueberzug und einen knorpeligen Antheil (*Jacobson*scher Knorpel), der anfangs nach innen liegt, später aber den grössten Theil des Organes überzieht (Fig. 215). Zu dem *Jacobson*schen Organ zieht auch ein Nervenast des Nervus olfactorius und reicht mit seinen Zweigchen bis an die Epithelgebilde heran.

Eine weitere Vergrösserung der Oberfläche erfolgt durch die Bildung der Nasenmuscheln. Die Nasenmuscheln legen sich als

Erhabenheiten an, die gegen den erweiterten und vergrösserten Geruchscanal vorragen. Es erscheinen hier die Mesodermgebilde theilweise bereits zu Knorpel und Bindegewebe differenziert, theilweise bilden sie ein gleichmässiges, nicht differenziertes Zellaggregat, das von dem Epithel überzogen wird. Die Oberfläche der Muscheln vergrössert sich theils dadurch, dass sie eingebogen werden, theils dadurch, dass bei manchen Thieren an den Muschelfalten weitere Vorragungen entstehen. In der Richtung gegen die Choanen entstehen hiedurch die Nasengänge.

Die bisher geschilderten Anlagen der Nase sind beim Menschen bereits zu Ende des zweiten Embryonalmonates vorhanden. Anfangs besitzt die Nasenschleimhaut vielfach adenoides Gewebe, das sich später umgestaltet; durch Einsenkung der Epithelien in die Mesodermgebilde entstehen anfangs schlauchförmige Drüsen, die bald seitliche Verzweigungen erhalten und zu den Schleimdrüsen der Nase werden.

In diesen frühen Stadien der Entwicklung lässt sich an den Drüsen eine Function nicht mit Bestimmtheit nachweisen; dagegen beobachtet man (*Putelli* und *Schenk*), dass Zellen der Nasenschleimhaut sowohl aus der Regio respiratoria wie auch aus der Regio olfactoria einen Theil ihres schleimigen Inhaltes ausstossen und dadurch Veränderungen erleiden. Verfolgt man im Grübchen die Zellen der Regio olfactoria vom Anfang ihrer Entstehung bis zur Bildung der Nasenscheidewand, so findet man, dass in der Regio olfactoria des Embryos nur eine einzige Art von Zellen vorhanden sei. An den in verschiedenen Härtungsflüssigkeiten gehärteten Riechschleimhäuten höherer Thiere, z. B. an der Riechschleimhaut des Hühnerembryos vom siebenten Tage, sieht man die Zellen von einer feinkörnigen, in Gerinnsel steckenden Masse bedeckt. Es scheint, dass die Zellen der Nasenschleimhaut, sei es im frischen Zustande spontan, sei es unter dem Einflusse der Reagentien, aus ihrem Inneren einen Theil ihres Inhaltes ausstossen können. Das Protoplasma der hohen cylindrischen Zellen wird dünner und die ganze Zelle erscheint gegenüber den Nachbarzellen anders gebaut; sie entspricht dem Aussehen der sogenannten Riechzellen.

Im fünften und sechsten Monate entsteht beim menschlichen Embryo die Highmorshöhle, erst nach der Geburt der Sinus frontalis und der Sinus sphenoidalis. Alle diese Höhlungen

sind Fortsetzungen der Nasenhöhle. Die Highmorshöhle ist eine Zeit lang während des Embryonallebens zum Theile von Bindegewebe ausgefüllt; ihre Wandung ist von Cylinderepithel bedeckt.

Im vorgerückten Embryonalleben findet man noch während des Bestehens der knorpeligen Grundlage in der Regio olfactoria zwei verschiedene Zellenarten, wie man sie auch in der Schleimhaut des Erwachsenen findet, Cylinderzellen und Riechzellen; beide Zellenarten treten mit dem Nervus olfactorius in Verbindung, ebenso wie die im *Jacobson*'schen Organe befindlichen cylindrischen Gebilde mit dem Nervus Jacobsonii zusammenhängen.

Fig. 216.



Zellen der inneren Oberfläche der Regio olfactoria, in ein Netzwerk umgestaltet, bei einem Hühnerembryo vom sechsten Tage der Entwicklung.

An Hühnerembryonen vom dritten und vierten Tage sieht man an der vordersten Kuppe der ersten Hirnblase die Vortreibungen der Gehirnwand, deren Ausläufer bis an das Geruchsgrübchen hinziehen. Die Nervenfasern sind marklos und ziehen derart vom Gehirn zum Geruchsgrübchen, dass die auf der Oberfläche des Gehirns befindlichen Gefässe sich mehr am Umfange des Nervenbündels befinden; wenn der Nervenstamm das Riechorgan erreicht hat, treten die Nervenfaserzüge mit den epithelialen Endigungen in Verbindung, und es werden erst auf deren Ausbreitungen die Gefässverzweigungen angetroffen (*Schenk, Preobraschensky*). Zu den angelegten peripheren Endgebilden tritt demnach der Nerv erst gleichsam secundär hinzu.

Die Nervenfasern sind bei ihrer ganzen Ausbreitung von bindegewebigen Elementen umgeben, die zwischen dem Gehirn und dem Geruchsgrübchen liegen. Wenn es nun zur Bildung des Nervenendnetzes kommt, mit welchem sowohl die Riechzellen als auch die Cylinderepithelzellen durch ihre inneren Ausläufer in Verbindung stehen, so umgeben die Bindegewebselemente, welche an der Grenze der Nervenausbreitung liegen, die Nervenausbreitung und bilden ein bindegewebiges Netz, in dem sich theils isolierte, theils verzweigte

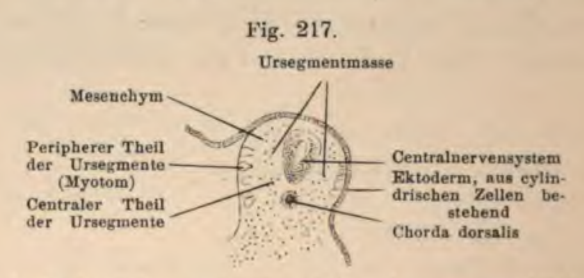
Nervenfasern vorfinden, die sich an die inneren Ausläufer der auskleidenden Elemente anlegen. Aus den Ausläufern der Zellen, den Ausläufern der Nerven und dem bindegewebigen Netze bildet sich das Nervenendnetz in der Riechschleimhaut (Fig. 216).

Das Geruchsorgan bei den Wirbellosen ist bisher nur wenig gekannt. Verschiedenen Organen wird die Bedeutung eines Sinnesorganes für die Riechempfindung zugeschrieben; bald erscheinen diese Organe als Gruben, bald als Rinnen mit Flimmerzellenbedeckung. Bei den Crustaceen und Insecten findet man an den Antennen zarte Haare, die als Geruchsorgane angesehen werden (Riechfäden). Bei den Tunicaten liegt das Geruchsorgan an der Mündung der Athemsäcke, beim Amphioxus hat *Kölliker* eine seichte Wimpergrube, die mit dem Nervensystem zusammenhängt, als ein Homologon der Riechgrube angesehen. Das sogenannte *Spengel*'sche Organ (Osphradium), das bei den Gastropoden als Geruchsorgan gedeutet wird, bildet sich in späteren Embryonalstadien als länglich vorspringender Wulst der Mantelhöhle. Dieses Organ zeigt sich anfangs als Verdickung im Ektoderm in Form mehrerer über einander geschichteter Lagen; nach *v. Erlanger* kommt es weiterhin zu Einsenkungen des Ektoderms und zur Ausbildung von Gruben.

Die Entwicklung der Haut.

Ebenso wie bei den übrigen Anlagen der Sinnesorgane, bei deren Entwicklung sich neben dem Ektoderm auch das Mesoderm betheiligt, findet man auch bei der Haut ähnliche Verhältnisse, so dass es kaum ein Gebilde an der Haut gibt, an dessen Entwicklung nicht beide Keimstrata theilnehmen. Die Differenzierungen, welche bei der Bildung der allgemeinen Decke auftreten, führen zur Ent-

Fig. 217.



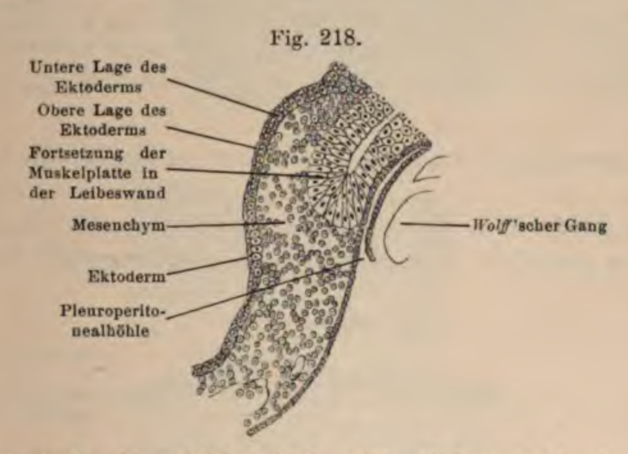
Querschnitt durch das Schwanzende eines 0·9 *cm* langen menschlichen Embryos.

stehung der Horngebilde, der Drüsenanlagen, der terminalen Sinnesorgane, der Schutzeinrichtungen für die Sinnesorgane und mancher Skeletgebilde.

Die erste Anlage der allgemeinen Decke zeigt sich in Form von Cylinderzellen (Fig. 217), welche auf der ganzen Oberfläche des Embryos zu finden sind. Bei denjenigen Thieren, deren Ektoderm aus zwei Zellenlagen besteht, ist die Cylinderzellenschichte frühzeitig isoliert; besonders gut sieht man sie an Embryonen von Teleostiern. Die ersten Cylinderzellen zeigen sehr viele karyokinetische Figuren.

Die Epidermiszellen stehen dicht aneinander, und wenn sie Sprossungen zeigen, die zur Vermehrung führen, so treten in der Richtung gegen die Oberfläche die später zu isolierenden Stücke hervor, welche abgeschnürt in Form von flachen Zellen die Oberfläche des Embryos bedecken. In dieser Periode besteht das Epithel aus einer tieferen Cylinderzellenlage und aus einer oberflächlichen Plattenepithellage, die auf dem Durchschnitt spindelförmig werden. Die ersten Plattenepithelien erscheinen somit als gebauchte Elemente (Fig. 218).

Fig. 218.



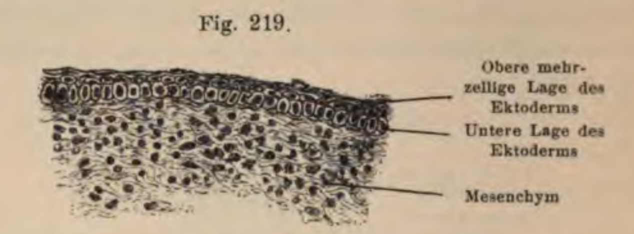
Querschnitt durch die seitliche Partie eines Hühnerembryos vom dritten Tage.

Bei der weiteren Vermehrung der Zellen, für welche die ursprüngliche Cylinderzellenlage die Matrix bildet, beobachtet man, dass die abgeschnürten Zellen nicht so flach sind, wie die ersten Plattenzellen (Fig. 219). Sie zeigen deutliche Kerne und sind theils rundlich, theils oval. In den Cylinderzellen treten sehr oft karyokinetische Formationen auf. Gleichzeitig mit den Veränderungen der Epithelien in dem primären Keimblatte erfolgen im Mesoderm einige Entwicklungsvorgänge, die sich unmittelbar an die bisher geschilderten anschliessen, indem sich die Zellen des Mesoderms als ein dicht gefügtes embryonales Bindegewebe anordnen (Fig. 220). Dieses Gewebe stammt aus jenen Elementen, welche, wie wir später sehen werden, aus den Ursegmenten an die Hautoberfläche gelangen und sich zur Cutis umgestalten. Für diese Gebilde wurde der Name

Hautplatte eingeführt. Sie geben für die Haut jene Gebilde, welche zusammen als Lederhaut bezeichnet werden.

Die einzelnen Elemente der Lederhaut, welche den Cylinderzellen der Epithelschichte anliegen, sind anfangs rundlich, werden dann länglich und rücken später durch Bildung der Zwischen-

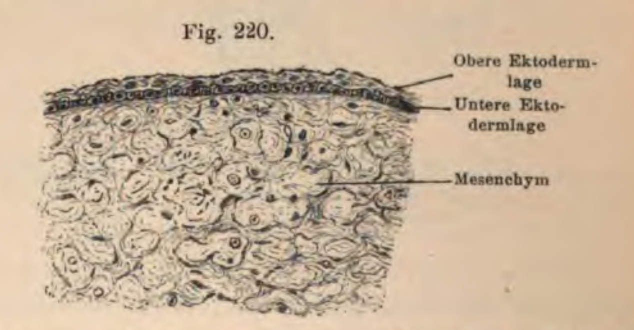
Fig. 219.



Querschnitt durch die Achselhöhle eines 6 *cm* langen menschlichen Embryos.

substanz auseinander. Schon frühzeitig erscheinen die Elemente des Coriums gegen die Hautoberfläche hin dichter gefügt als in der

Fig. 220.



Querschnitt durch die Haut des Dorsum manus eines 2·8 *cm* langen menschlichen Embryos.

Tiefe. Dies zeigt sich schon zu einer Zeit, da die Grenze zwischen der Epithellage und dem Corium uneben zu werden beginnt. Die Unebenheit der Cutisoberfläche kann entweder dadurch bedingt sein, dass die Epithelialzellen gegen das Corium vorwachsen (Fig. 221), oder dass die Elemente der Cutis papillenartig durch ihr Wachsthum hervorragen.

Der Einfluss, den die Mesodermelemente auf die Ektodermgebilde nehmen, erscheint am deutlichsten bei der Bildung der Cutis-

leisten. Bei der Verdickung der Epithellage an der Hautoberfläche zeigt sich, dass die Epithelzellen nicht gegen die Cutiselemente hin wachsen, sondern dass die Vermehrung der Elemente aus der tiefsten Zellenlage gegen die Oberfläche hin stattfindet.

Die Dickenzunahme der Cutis während der Entwicklung erfolgt gleichfalls in der Richtung gegen die Oberfläche; der oberste Theil ist immer als der jüngste zu betrachten. Dies zeigt sich in der Entwicklung des Bindegewebes und in der stärkeren Anhäufung der Bindegewebskörperchen an der Oberfläche der Cutis. An einzelnen Stellen findet nun ein Stationärbleiben in der Entwicklung der Cutis statt; hier treten dann die leistenartigen Einsprünge der Epidermis in das Cutisgewebe auf, da in der Umgebung dieser Stellen die

Fig. 221.



Querschnitt durch die Haut der Vola manus eines 6 *cm* langen menschlichen Embryos.

Cutis in die Höhe wächst und bei ihrer Dickenzunahme kein Hindernis findet.

Bei der Anlage des Geruchsgrübchens ist bereits bemerkt worden, dass die Cylinderzellen des Ektoderms durch ihre bogenartige Anordnung für das Wachsthum der anliegenden mesodermalen Elemente eine Schranke darstellen. Eine ähnliche Schranke stellt die tiefste Schichte der Epithellagen in der Hautanlage dar.

Auch bei der Anlage der Drüsenbildungen und der Horngebilde (Federn, Haare, Nägel, Klauen) scheint diese Wachsthumshinderung von Bedeutung zu sein.

Die Leistchen der Epidermis treten schon bei menschlichen Embryonen von 3 *cm* Länge deutlich auf. Die Leistchen entstehen zuerst in der Hohlhand, dann erscheinen sie an den Fingerspitzen. Die Papillen werden aber viel später sichtbar (bei Embryonen von etwa 18 *cm* Länge). Im dritten Monate zeigt die Haut bereits einige

Fetttr√§ubchen. Der Papillark√∂rper der Haut wird m√§chtiger. In der obersten Partie der Cutis ziehen Gef√§sszweige parallel zur Oberfl√§che und bilden bei der Ausbildung der Papillen anfangs einfache und schwach gekr√ºmmte Schlingen.

Die Ausbildung der Nervenendigungen der Haut soll hier kurz angeschlossen werden. Ueber die Entwicklung der Nervenendigungen der Haut liegen verh√§ltnism√§ssig wenig Untersuchungen vor. Aus der allgemeinen Eigenschaft, dass die Gesammtoberfl√§che mit empfindenden Elementen ausgestattet ist, was schon aus den bisherigen Angaben √ºber die Entwicklung der Sinnesorgane hervorgeht, ergibt sich, dass auch die Nervenendigungen aus dem Ektoderm hervorgehen. Aber auch die Ganglienzellen, die vom Centralnervensystem aus in die verschiedenen Gebiete des K√∂rpers vorgeschoben werden, k√∂nnen zu Endigungsformen umgestaltet werden, und die Nervenf√§den k√∂nnen andererseits in dem Gewebe frei enden. *Abend* beschreibt die *Pacini*'schen K√∂rperchen als ein Product der Adventitia der Gef√§sse; dies scheint nur f√ºr den bindegewebigen Antheil zu gelten. *Kraus* l√§sst die *Meissner*'schen K√∂rperchen aus dem peripheren Theile des √§usseren Keimblattes hervorgehen und findet, dass die sich dichotomisch theilenden Nervenfasern um Zellen gelagert sind.

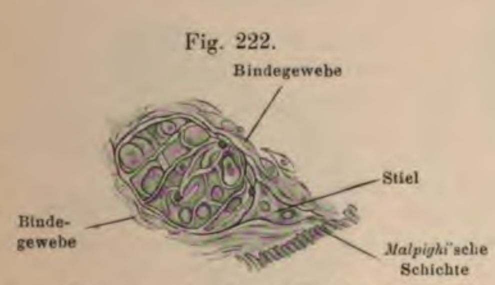
Nach *Hesse* entwickeln sich die Zellen, an welche der Nerv herantritt, aus dem Epithel. *Waldeyer*, *W. Krause* und *Izquierdo* heben hervor, dass die Nervenendigungen aus abgeschn√ºrten St√ºcken der Epitheldecke hervorgehen, w√§hrend *Ranvier* die Nervenendigungen an den Fingern, die *Meissner*'schen K√∂rperchen, als Nervenverzweigungen ansieht, die bis an die *Malpighi*'sche Schichte reichen und baumf√∂rmig getheilt sind; die Nervenmasse werde dann zusammengedr√ºckt, vereinige sich mit Zellen aus der Umgebung und erhalte so einen lappigen Bau.

Aus den Zellen der *Malpighi*'schen Schichte bilden sich gegen das Corium zu kleine Vertiefungen, an denen besonders die tiefsten Zellen dieser Schichte participieren. Die Anlage einer peripheren Nervenendigung stimmt somit mit der Anlage einer an der Hautoberfl√§che m√ºndenden Dr√ºse √ºberein. Der Unterschied besteht darin, dass die Elemente der Dr√ºse mit der Epidermis in Zusammenhang bleiben, abgesehen von der Lichtung im Inneren der Dr√ºse; dazu kommt, dass die Cylinderzellen der Epidermis ihre Form bei der

Drüsenanlage beibehalten, während sie bei der Nervenanlage zu einem Klümpchen werden, das mit der Oberfläche durch eine oder mehrere Zellen in Zusammenhang steht. Dies bezieht sich auf die sogenannten *Merkel*'schen, *Key-Retzius*'schen und die *Grandry*'schen Körperchen im Entenschnabel.

An die erste Anlage aus der *Malpighi*'schen Schichte lagern sich die bindegewebigen Elemente bis auf die Stelle, welche längere Zeit mit dem Epithel zusammenhängt (Fig. 222). Bald greifen die Mesodermelemente um das ganze Terminalkörperchen, und so kommt es zur vollständigen Abschnürung der Zellengruppe. Die einzelnen Zellen werden grösser, und die Bindegewebszüge

Fig. 222.



Nervenendigung an der Haut des Entenschnabels, in Abschnürung von der *Malpighi*'schen Schichte begriffen, am 18. Tage der Entwicklung.

Fig. 223.



Zwei isolierte Tastzellen (einzellige Nervenendigungen) aus dem Entenschnabel, am zweiten Tage nach dem Verlassen der Eischale.

ziehen aus der Umgebung zwischen die Zellen hinein. Sind die Bindegewebszüge zwischen den einzelnen Zellen massenhafter, so weichen die Zellen auseinander (Fig. 223) und bilden einzellige Terminalplatten (*Merkel*'sche Körperchen). Sind dagegen die Bindegewebszüge nur sehr spärlich, so dass man sie erst bei besseren Färbungen mit ihren Bindegewebskörperchen hervortreten sieht, so liegen die Terminalplatten übereinander und bilden jene Form, welche man als *Grandry*'sche Körperchen bezeichnet (Fig. 224).

Wenn die Entwicklung der Terminalkörperchen dem Ende nahe ist, so sieht man an den Elementen eine Anordnung von Streifen, welche der Längsachse des Körperchens parallel ziehen; nach *Merkel* geht diese Längsstreifung in eine radiäre Streifung über. Die Streifen scheinen der Ausdruck von Körnchen im Protoplasma zu sein.

Die *Key-Retzius*'schen Nervenendigungen im Entenschnabel entstehen dadurch, dass die Bindegewebszüge zwischen die Zellen weniger eindringen, sie aber mehr in circularer Richtung umgeben. Die Zellen ordnen sich in zwei Gruppen; die central liegende Gruppe zeigt eine Verschmelzung der Zellen, welche eine granulierte längsgestreifte Masse bilden, in der die Kerne wandständig liegen und so einen Innenkolben darstellen, an dessen Rändern noch Zellcontouren sichtbar sind; die körnige Masse verlängert sich allmälig (Fig. 225). Zuweilen sieht man, dass Fortsätze der körnigen Masse in die Nachbarzellen eindringen. Die Zellen der nach aussen liegenden Gruppe gehen eine regressive Metamorphose ein, ähnlich

Fig. 224.

Spaltraum zwischen zwei Tastzellen

Bindegewebe aus dem Mesoderm

Grandry'sches Körperchen, aus zwei Tastzellen bestehend, aus dem Schnabel einer Ente am dritten Tage nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 225.



Key-Retzius'sches Körperchen aus dem embryonalen Entenschnabel auf dem Längsschnitte.

wie die oberflächlichen Zellen des Ektoderms. Das Protoplasma verliert seine feinkörnige Beschaffenheit und zeigt ein feines Netzwerk, in dem Kerne eingestreut liegen; es tritt also eine Atrophie der Zellen auf. Am Querschnitte dieser Körperchen sieht man während der Entwicklung in der Mitte der Längsachse eine Höhlung in Form einer äusserst kleinen rundlichen Lücke, die durch das unvollständige Aneinanderschliessen der Zellen entstanden ist (Fig. 226). Das circulare Bindegewebe wird dicker und legt sich nach und nach in concentrischer Schichtung um das Körperchen. Während dieser Zeit lagern sich auch die Kerne in regelmässiger Anordnung um das Körperchen herum. Diese Terminalkörperchen erweisen sich also als vorgebildete Formationen aus dem Ektoderm, die in die

Cutis tiefer hinabrücken, von ihr überwuchert werden und mit dem Nervenzweige dadurch in Verbindung treten, dass der Nerv sich an das Körperchen anlegt (*Asp, Schenk*) der in das aus mehreren Zellen bestehende Körperchen hineinragt (Fig. 227).

In jenen Fällen, in denen keine vorgebildeten Terminalkörperchen vorhanden sind, erstrecken sich die Nervenzweige über die Cutis in die Epidermis hinein (*Mojsisovics*), wie dies besonders für die Haut der Säuger gilt.

Nach *Schöbel, Eberth, Langerhans, Bonnet, v. Mises* u. A. ziehen die Nerven bis an die Wurzelscheiden der Haare und endigen hier.



Key-Retzius'sches Körperchen auf dem Querschnitte aus dem Schnabel einer Ente, sechs Tage nach dem Verlassen der Eischale.

Key-Retzius'sches Körperchen aus dem Schnabel einer Ente am sechsten Tage nach dem Ausschlüpfen, mit differenziertem Innenkolben.

Es können derartige Nervenformationen auch aus den Epithelien geschaffen werden.

Entwicklung der Haare.

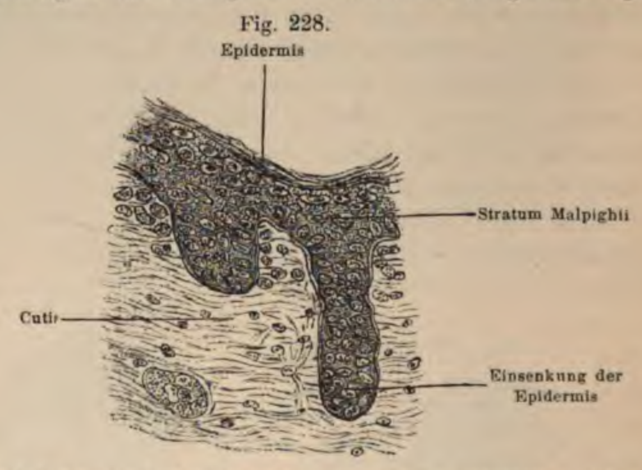
Durch die Untersuchungen von *Davies, Unna, Goette, Kölliker, Maurer* etc. ist die Entwicklungsgeschichte der Haare, zumeist der menschlichen Haare, näher bekannt geworden.

An jenen Stellen, an denen ein Hineinragen der Epithelialelemente in die Cutis stattfindet, zeigt sich, wie wir schon oben bemerkt haben, eine bogenförmige Anordnung der tiefsten Elemente der Epithelschichte. Das Hinabsteigen der Epithelialelemente in die Tiefe ist eine Folge des verschiedenen Wachsthumswiderstandes und führt zum Entstehen von Zapfen der oberflächlichen Zellen, welche als Anlage von Haaren und Drüsengebilden dienen (Fig. 228).

Die Haarpapille entsteht an der Hautoberfläche, und ringsum bildet sich in der *Malpighi*'schen Schichte eine bogenförmig

geordnete Zellenanlage, welche um die angelegte Papille einen Stillstand in dem Vordringen der Cutisgebilde veranlasst (Papillarbogen).

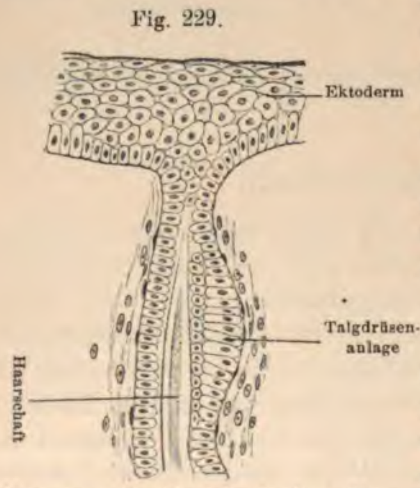
Fig. 228.



Bildung von Epithelialzapfen in der Haut eines 11 *cm* langen menschlichen Embryos.

Wenn nun die Epidermis und die *Malpighi*'sche Schichte durch das Wachsthum der Cutis gegen die Oberfläche in die Tiefe hineingedrängt werden, so kommt der ursprünglich an der Oberfläche der Cutis liegende Papillarbogen tiefer zu liegen, und über ihr befindet sich ein kegelförmiger Zapfen von cylinderförmigen Epithelialzellen, welche die Anlage für das Haar und für die Wurzelscheiden des Haares vorstellen (Fig. 229).

Fig. 229.



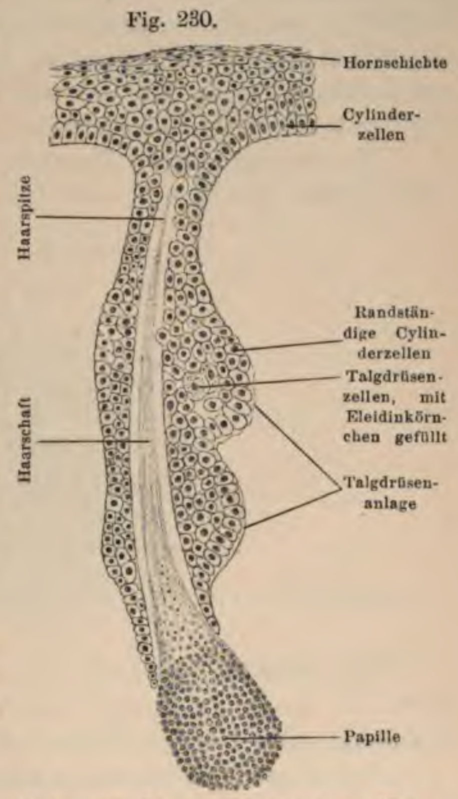
Haar von der Nasenhaut eines 25 *cm* langen menschlichen Embryos.

Gegen Ende des dritten Monates beginnen beim Menschen diese Zapfen sichtbar zu werden, und zwar zuerst an der Stirn-, Mund- und Augenbrauengegend; am Ende des fünften Monates brechen die Haare am Kopfe nach aussen auf; nach und nach bedecken sie einen grösseren Theil der Hautoberfläche als Lanugohärchen, welche während

des Embryonallebens abgestossen werden, ins Amnioswasser gelangen und mit ihm in den Darm des Embryos kommen, so dass sie hier als Bestandtheil des **Meconiums** zu finden sind; der Durchbruch der Haare endet im siebenten Monate an den Extremitäten.

Vor dem Durchbruche der Haare liegen die Zellen an der Hautoberfläche direct aneinander, werden durch das Vordringen der Haare auseinandergedrängt, so dass das Haar über die Oberfläche der Haut allmälig hervorragt. Es beginnt eine Abstossung von Epidermiszellen, welche sich durch verwischte Zellcontouren und undeutliche Kerne als nekrotisch darstellen; bei manchen Säugethieren (Bradypus) löst sich die absterbende Schichte im Zusammenhange ab und bildet eine Art Hülle, welche als **Epitrichium** bezeichnet wird (*Welcker*).

Fig. 230.



Haar von der Nasenhaut eines 25 *cm* langen menschlichen Embryos.

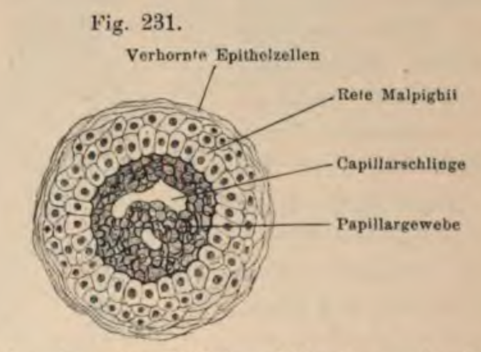
Man unterscheidet an einem solchen embryonalen Haar in der Tiefe die **Haarpapille** (Fig. 230), über ihr den **Haarschaft** und das spitz zulaufende **Haar**. Um das Haar herum sieht man im Gebiete der Cutis den Rest der eingestülpten Zellen, welche sich, nachdem sich das Haar in der Mitte isoliert hat, zur inneren und äusseren Wurzelscheide umgestalten, und zwar sind sie in ihrer frühesten Anlage deutlich gesondert, wie sie der Trennung der Epidermis und der *Malpighi*'schen Schichte entsprechen. Die **innere Wurzelscheide** entspricht der Epidermis, und die **äussere Wurzelscheide** entspricht den Schichten des Stratum Malpighii. Das embryonale Haar

zeichnet sich vor dem des Erwachsenen durch das Fehlen der Marksubstanz aus.

Das Ausfallen der Haare während des Embryonallebens wird im Allgemeinen als Härung bezeichnet. Jedes Haar erscheint also als ein vergängliches Gebilde. Das ausfallende Haar löst sich von der Papille los, wird aber noch durch eine kurze Zeit von den Schichten der Wurzelscheide festgehalten. Die Ersatzhaare bilden sich entweder auf derselben Papille oder auf einer neuen Papille. Nach *Unna* und *Kölliker* treten beide Bildungsweisen neben einander auf.

Die Bildungsweise der Haare in der ersten Anlage des embryonalen Lebens scheint sich auch beim Erwachsenen zu wiederholen.

Fig. 231.



Querschnitt der Federanlage eines 13tägigen Hühnchens, nahe der Basis.

Nach *Schwalbe* entsteht das Pigment der Haare in den Epithelzellen der Haare als körnige Abscheidung aus einer die Gewebe durchtränkenden farblosen Flüssigkeit.

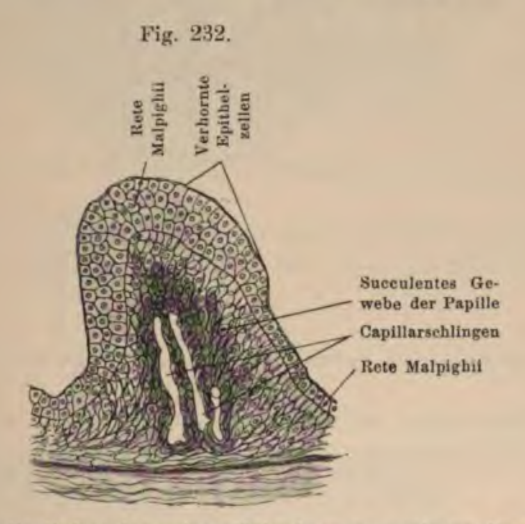
Nach *Bowen* tritt bei menschlichen Embryonen im dritten Fötalmonate das Epitrichium in Form einer einzigen Schichte grosser Zellen hervor, von denen jede sich über die Oberfläche emporwölbt. Die Zellen vergrössern sich allmälig und flachen sich an ihren peripheren Theilen ab, so dass sie im Centrum kuppelförmig vorgewölbt sind; ihre Grösse erreicht das Sechsfache der darunter liegenden Epidermiszellen.

Ueber den behaarten Theilen der Haut bleibt das Epitrichium erhalten und wird mehrschichtig, über den Nägeln aber geht es grösstentheils zugrunde und verschwindet etwa im fünften Monate. Nach *Gardiner* kann das Epitrichium verhornen.

Entwicklung der Federn.

Die Feder stellt nach *Remak* in der Anlage einen höckerförmigen Vorsprung über die Hautoberfläche dar, ähnlich den Höckerchen auf der Hautoberfläche mancher Amphibien. Nach *Pernitza* sind die ersten Federn sackförmige Einstülpungen des Ektoderms, deren Binnenraum von einer mächtigen Papille der Cutis

Fig. 232.

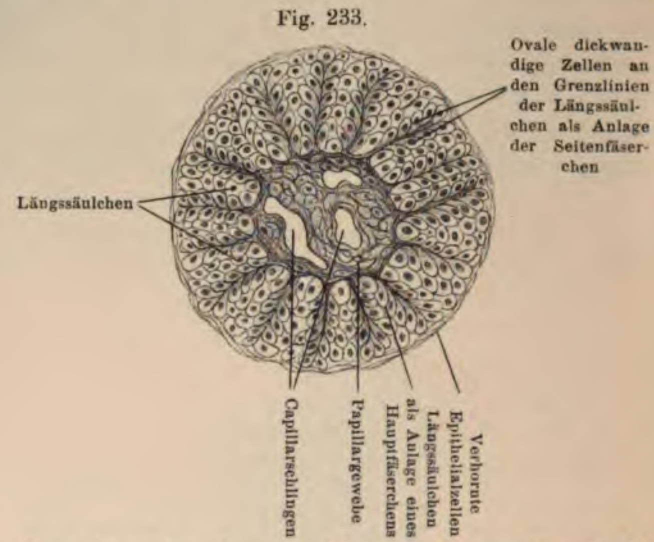


Längsschnitt durch die Federanlage eines Hühnchens vom zehnten Bruttage.

eingenommen ist. Eine deutliche Schichte verhornter Epithelzellen schmiegt sich den Formveränderungen der unterliegenden Schichte an. Diese Schichte von Epithelzellen (Fig. 231) überzieht auch das neue Federchen als schlauchförmige Hülle. Einwärts von dieser Schichte folgt eine Lage grosser rundlicher Zellen mit deutlichem Kern (Keimschichte der Feder). Diese Schichte setzt sich in das Rete Malpighii fort (Fig. 232). Aus dieser Lage von Zellen wird das künftige Federchen gebildet. In die Papille tritt eine Gefässschlinge ein. — Bald darauf wächst das Federwärzchen zu einem stäbchenförmigen Gebilde heran, und es bilden sich an ihm 12—16 Längsleistchen aus (Fig. 233), die sich in die Keimschichte der Feder einsenken. Darauf treten an den Leistchen mehrere Einsenkungen auf (Fig. 234),

in deren Folge die Keimschichte in ebenso viele Längssäulen zerfällt, die sich zu den Fäserchen des Erstlingsgefieders heranbilden (Fig. 235).

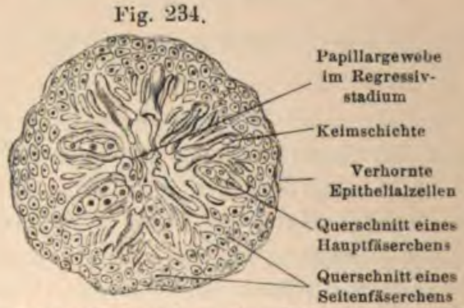
Fig. 233.



Querschnitt einer Federanlage vom 13. Bruttage, etwas über der Mitte.

Die Papille, auf welcher die Feder gebildet wurde, liegt in einer Grube, die sich mit der fortschreitenden Ausbildung der Feder vertieft.

Fig. 234.

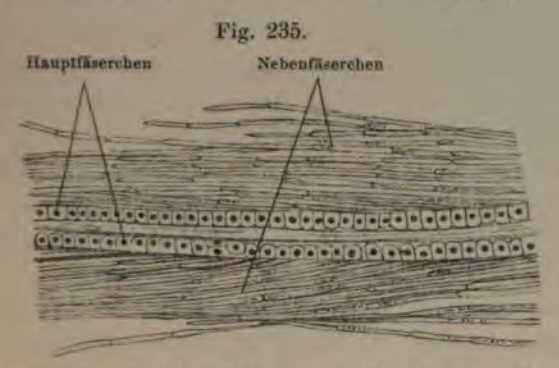


Querschnitt durch die Mitte einer Federanlage eines Hühnchens vom 16. Bruttage.

Das oberflächliche Hornhäutchen bildet nur eine provisorische Scheide für die Feder. Sind die Strahlen ausgebildet, so fällt dieses oberflächliche Häutchen ab; die Strahlen werden überall frei, nur an der Basis hängen sie mit einander zusammen. Die gefäss-

haltige Achse vertrocknet. Bei der bleibenden Feder bildet sich der Calamus (Federspule) durch den Verhornungsprocess der Ober-

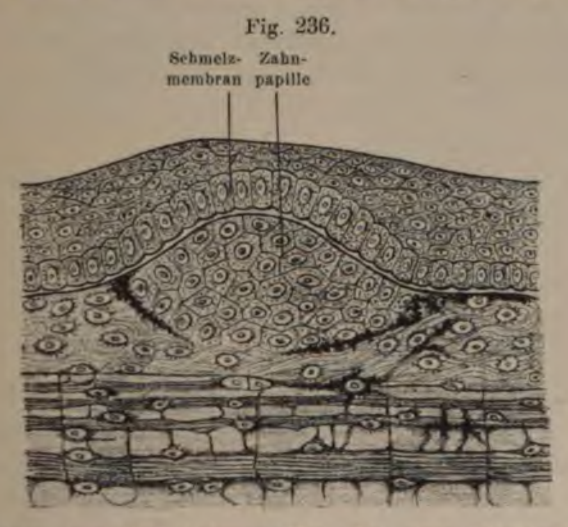
Fig. 235.



Längsschnitt durch die Federanlage eines Hühnchens vom 16. Bruttage.

haut an der Basis der Papille und wird zu einem Rohre umgestaltet. Die Spule ist an beiden Enden offen und trägt die Federfahne,

Fig. 236.



Jüngste Anlage einer Plakoidschuppe (Hautzahn) eines Selachierembryos, nach *Hertwig*.

welche aus Leistchen in dem Rete Malpighii an der Spitze der Papille hervorgeht; aus den Leistchen bildet sich später der Schaft mit den Strahlen der Feder aus.

Die Entwicklung der Schuppen.

Die Plakoidschuppen der Elasmobranchier entstehen nach *O. Hertwig* aus einer Cutispapille, deren äusserste Schichte verkalkt, um das Dentin zu bilden. Ueber der Papille befindet sich ein homogenes membranartiges Gebilde, welches die Cylinderzellenschichte des Stratum Malpighii von der Cutis trennt (Fig. 236). Die homogene Schichte liefert die sogenannte Schmelzkappe der Schuppe; die Schuppe wird dicker und greift durch die Epidermis durch, bis sie an die freie Hautoberfläche gelangt.

Bei manchen Schuppen schwindet das Dentin, so dass die Schuppen grösstentheils aus Knochengewebe bestehen. Durch das Verschmelzen einiger derartiger Schuppen entstehen Hautknochenplatten, die auch mit dem Skelette zusammenhängen.

Bei den meisten Knochenfischen fehlt die Dentinschichte, und die Schuppe besteht aus einem verkalkten Gewebstheile der Cutis.

Die Schuppen der Reptilien entstehen ebenfalls aus Cutispapillen und sind von einer Epidermis überzogen, welche die Cuticula der Schuppe liefert. Auch diese Schuppen können sich zu Hautknochenplatten entwickeln, welche aber mit dem übrigen Skelette nicht zusammenhängen.

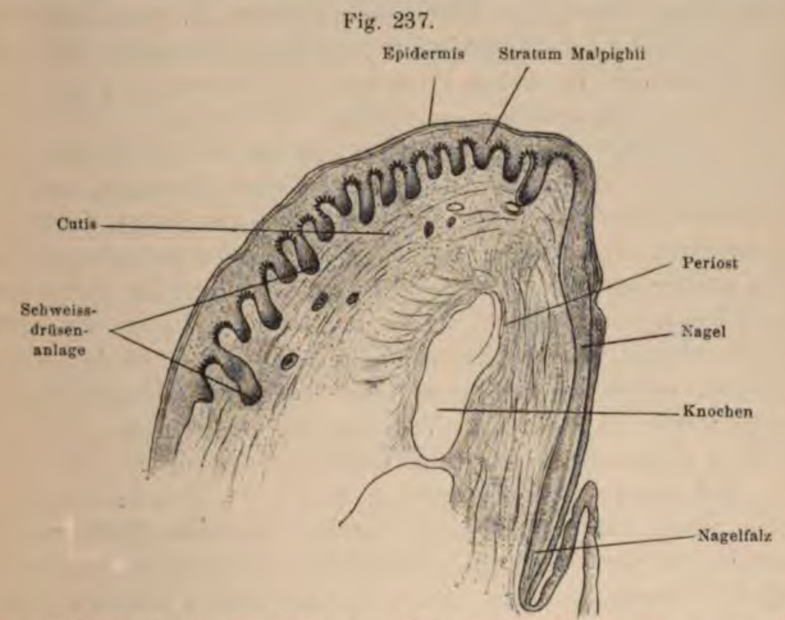
Durch die Proliferation der Epithelialgebilde können auch Stachel- und Höckerformationen entstehen.

Entwicklung des Nagels und der Klaue.

An jener Stelle der Cutis, an der sich ein Nagel ausbilden soll, fehlen anfangs alle Leisten und Papillen. Das Bindegewebe der Cutis ist von dem umgebenden Bindegewebe des Periosts der dritten Phalanx nicht isoliert, sondern es ziehen periostale Fortsätze von der dritten Phalanx bis an die Cutis heran, vereinigen sich mit den Bindegewebsfasern der Cutis zu einem dichteren Gefüge und betheiligen sich an der Bildung des cutanen Bindegewebes, das zum Nagelbette umgeformt wird (Fig. 237). Unterdessen bildet sich eine Einsenkung an der Oberfläche, welche von *Zander* als primärer Nagelgrund bezeichnet wird. Anfangs ist an der Stelle

der Einziehung die epitheliale Wucherung an dem Ende der Extremität verdickt und springt theilweise in Form einer Spalte vor. Erst nachdem die Phalangen ausgebildet und getrennt sind (Ende des zweiten Monates beim menschlichen Embryo), sieht man an jedem einzelnen Finger Epidermisverdickungen auftreten, sowohl dorsalwärts, als auch ventralwärts. Die Nägel des Menschen entwickeln

Fig. 237.



Längsschnitt durch das Nagelglied des Zeigefingers eines 11 *cm* langen menschlichen Embryos.

sich ähnlich wie die Krallen der Thiere an den Zehen ursprünglich in endständiger Weise und rücken erst später auf die Rückenfläche der Finger.

Auf dem Nagelbette sieht man im vierten Monate des menschlichen Embryonallebens eine dünne Platte von Horngebilden, welche am Rande in entsprechender Weise von einer Hautfalte gedeckt werden. *Unna* bezeichnet diesen Ueberzug von Hornelementen, welche dem Epitrichium entspricht, als Eponychium. Ein Theil desselben verschwindet etwa im fünften Fötalmonate; der zurückbleibende Rest, welcher zuerst über die Nagelwurzel zieht, wird von Manchen als

Perionyx bezeichnet. Die Neubildung der Horngebilde und ihre Verdickung tritt vom vierten Monate an mehr hervor, so dass etwa im siebenten Monate der Nagel mit einem freien Rande hervorragt. Das Nagelbett zeigt die Leisten ungefähr im sechsten Monate; die Leisten sind anfangs ziemlich niedrig, wachsen aber später stärker, so dass sie sich tiefer in die *Malpighi*'sche Schichte einsenken. Die Verhornung geht beim Embryo in ähnlicher Weise vor sich wie am Erwachsenen. Der Nagel bezieht sein Substrat aus den dorsalwärts gelegenen Zellen der *Malpighi*'schen Schichte am hintersten Theile des Nagels, von dem die neuen Nachschübe zur Regeneration ausgehen.

Bei der Entwicklung der Krallen und der Hufe unterscheidet *Boas* zwei Theile, die Nagelplatte und das Sohlenhorn. Die Nagelplatte ist der mehr dorsalwärts gelegene Abschnitt, und das Sohlenhorn, welches mit der Nagelplatte zusammenhängt, liegt mehr ventralwärts. Bei den Krallen und Hufen findet sich das Sohlenhorn stärker entwickelt; beim Menschen erscheint das Sohlenhorn als Nagelsaum. Sowohl die wahre Klaue als auch die Afterklauen, ebenso wie die Krallen, soweit sie aus dem Ektoderm entspringen, zeigen bald mehrere über einander geschichtete Zellenlagen, welche sich bei dem Verhornungsprocesse nach und nach zu einer dickeren Schichte umgestalten.

Bei dem 4 *mm* langen Hüfchen des Pferdes sind bereits Krone, Sohle, Strahl und Ecksträhnchen angelegt; in diesem Stadium sieht man bereits Stachelzellen, Cylinderzellen, das Stratum granulosum und das Stratum corneum. Bei dem 6 *mm* langen Hüfchen nimmt das der Krone anliegende Epithel eine Richtung nach unten und das der Fleischwand anliegende Epithel nach aussen, so dass sich eine äussere von der Krone ausgehende und eine innere von der Fleischwand ausgehende Epithelschichte zeigt. Bei dem 10 *mm* langen Hüfchen treten die Papillen auf. Die Verhornung beginnt bei dem 32 *mm* langen Hüfchen, wobei zahlreiche granulierte Zellen an den in Verhornung begriffenen Partien auftreten. Die Verhornung des Sohlenhorns und Strahlenhorns erfolgt erst nach der Geburt. Während der Entwicklung des Hufes findet eine reiche Pigmentablagerung statt, die nach *Nörner* zuerst in den Stachelzellen am Basaltheile der Papillen erfolgt; das Pigment findet sich zuweilen auch in der tiefsten Cylinderzellenschichte. Wenn die Pigmentbildung eingeleitet ist, dann schreitet sie allmälig gegen die

Oberfläche fort, so dass das ganze Horngebilde von Pigment durchsetzt erscheint.

Der Verhornungsprocess.

Schon ziemlich frühzeitig bemerkt man an der Oberhaut eine Scheidung der obersten Epidermisschichte und der *Malpighi*'schen Schichte durch einige Zwischenlagen, welche den Uebergang zwischen dem weichen Stratum Malpighii und der starren Epidermisschichte darstellen; diese Zwischenschichte wird nach dem Vorschlage von *Oehl* als Stratum lucidum oder nach *Unna* als Stratum granulosum bezeichnet. Die Zellen sind von Körnchen erfüllt, welche zuerst von *Zabludowski* in einer unter meiner Leitung ausgeführten Arbeit beschrieben wurden und als Eleidin oder Keratohyalin bezeichnet werden.

Bei menschlichen Embryonen aus der 15.—18. Woche sah *Zander* im Bereiche des Nagels in den Zellen des Stratum granulosum kleine und grössere glänzende Tröpfchen von vorherrschend kreisrunder Gestalt; doch kommen auch ovale und ganz unregelmässige Körnchen vor. In den oberen Zellenlagen werden die Körnchen immer zahlreicher, bis schliesslich die Zellen von einer gleichartigen Masse diffus erfüllt sind. *Zander* meint nun, dass der fötale Nagel in seiner ersten Anlage durch Verschmelzung der körnchenhaltigen Zellen entstehe; der fötale Nagel besteht nämlich aus unmittelbar aneinander liegenden, mässig abgeplatteten, kernlosen Zellen, deren Zellsubstanz das gleiche, homogene, glänzende Aussehen zeigt wie die Körnchen in den Nachbarzellen und sich auch genau ebenso färbt. Manchmal erscheint die dem Nagel zugekehrte Hälfte einer Zelle von dieser gleichartigen Substanz erfüllt, während die andere Hälfte noch distincte Körnchen enthält. In gleicher Weise gehen dort, wo die Epidermis in Folge mangelhafter oder fehlender Entwicklung der Cutispapillen nur eine geringe Dicke besitzt und wo die Zellen schon im Rete Malpighii stark abgeflacht sind, aus den Körnchen die platten Hornschüppchen der Epidermis hervor. Wo die Körnchenzellen zwei Lagen bilden, da sind die Körnchen in der unteren Lage scharf von einander getrennt, während sie in der oberen Lage näher aneinanderrücken, oder es treten neue Körnchen zwischen den schon vorhandenen auf, so dass einige Körnchen sich zu einer zusammenhängenden Masse verbinden. Man findet auch

hier die verschiedensten Uebergangsstadien zwischen den mit scharfbegrenzten Körnchen erfüllten Zellen und zwischen jenen Zellen, deren Protoplasma in eine homogene glänzende Masse umgewandelt ist. Aehnlich wie beim Nagel findet man auch hier Zellen, deren Körper auf der einen Seite mit deutlichen Körnchen erfüllt sind, während die andere Hälfte als homogene Masse ohne deutliche Grenze in das unterste Blatt der Hornschichte übergeht.

Wo die oberflächlichen, nicht verhornten Zellen derart abgeflacht sind, dass die Maschen des Protoplasmanetzes im Zellkörper bis zur Berührung zusammengedrängt sind, da treten die Körnchen nicht immer isoliert auf, sondern sie können gleich von Anfang an mit ihren Nachbarn verschmelzen, so dass an Stelle der Körnchenzellen eine homogene, glänzende, spindelförmige Zelle mit einem abgeflachten Kern zur Beobachtung kommt. Es hängt dies von den Ernährungsverhältnissen ab. Dort, wo die Papillen mit Gefässschlingen reichlich vorhanden sind und eine ziemliche Höhe erreichen, wie dies in der Hohlhand stattfindet, erfolgt der Uebergang des Protoplasmas in Hornsubstanz allmälig; das Stratum Malpighii erreicht eine grössere Dicke, und die Körnerschichte umfasst eine beträchtliche Anzahl von Zellenlagen. In der tiefsten Lage treten nur sehr wenige Körnchen in den Zellen auf; in den höheren Lagen nimmt die Zahl der Körnchen zu, bis schliesslich in den feinen Protoplasmabälkchen der Zellkörper die Körnchen dicht nebeneinander liegen.

Nach *Kromayer* besteht der Verhornungsprocess in einer Verdickung und in einer Festigung der Zellmembran; in dem Augenblicke, da die Zellmembran so derb wird, dass der Ernährungsstrom sie nicht mehr in der zum Leben der Zelle genügenden Weise passieren kann, tritt die Nekrobiose der Zelle ein, ein Zerfall des Fasersystems und die Bildung von Keratohyalin. Die Bildung des Keratohyalins hält *Kromayer* für eine Vorstufe in der Umwandlung des Zellprotoplasmas zu Hornsubstanz, welche der verhornten Haut die Elasticität und Härte verleiht.

In schöner Weise lässt sich die Verhornung am Oberhäutchen des Vogelschnabels studieren, das sich erst in den letzten Tagen des Embryonallebens entwickelt; auch das hornige Häutchen, welches den Zwischenkiefer von Schlangen- und Eidechsenembryonen bedeckt, eignet sich vorzüglich zu derartigen Untersuchungen. Die

Zellen, an denen die Verhornung studiert werden kann, befinden sich zwischen den platten Zellen und den cylindrischen Zellen an der Cutis; diese verhornenden Zellen sind theils rundlich, theils polygonal, theils zeigen sie die Form von Flügelzellen; sie enthalten anfangs eine kleine Anzahl von Körnchen, welche miteinander zusammenfliessen und so grössere Tröpfchen bilden können (*Zabludowski* und *Schenk*). Im weiteren Fortgange der Entwicklung vermehren sich die Körnchen und füllen die Zellen allmälig ganz aus; dabei nehmen die Tröpfchen eine mehr oder weniger verzerrte Gestalt an, und ihr Inhalt scheint eine dickere Consistenz zu erhalten, bis die Zellen wie fein bestaubt erscheinen.

An dem Schnabel des Hühnchenembryos ist das erste Auftreten der Körnchen und Tröpfchen etwa am neunten Tage der Bebrütung, an dem Schnabel des Taubenembryos am siebenten Tage der Bebrütung zu sehen. Am 12. Tage beginnt beim Hühnchenembryo die Eindickung und Verkleinerung der Tröpfchen und ist am 17. Tage fast abgeschlossen, während bei der Taube der Verhornungsprocess schon am 12. Tage nahezu vollendet ist.

Auch *Zander* hält es für wahrscheinlich, dass die Verhornung auf einer Eindickung des Hyaloplasmas in den Zellen beruhe, welche unter dem eintrocknenden Einflusse der Luft fortschreite. Das starre, verhornte, schwammige Gefüge, welches aus dem Spongioplasma der Zelle hervorgegangen ist, verhindert das Zusammenfallen der Zellen der Hornschichte, und Luft tritt an die Stelle des verschwindenden Hyaloplasmas.

Ueber die chemische Beschaffenheit der als Eleidin und als Keratohyalin bezeichneten Tröpfchen und Körnchen ist noch keine Uebereinstimmung erzielt. *Waldeyer* glaubte, dass das Keratohyalin dem Hyalin und dem Plastin nahe stehe, *Buzzi* sah in den Körnchen eine albuminoide Substanz, *Zander* hielt sie für Keratin, *Sticker* und *Levin* für eine Verbindung von Eiweisskörpern mit Cholesterinfett. *Blaschko* wies auf mikrochemischem Wege nach, dass die Substanz der Körnchen weder Fett noch ein fettähnlicher Körper sei, wies ihr eine Mittelstellung zwischen Keratin und Zellprotoplasma an und belegte sie mit dem Namen Prokeratin.

Nach *Mertsching* ist das Keratohyalin ein Degenerationsproduct des Zellkernes.

F. Winkler und *v. Schrötter* halten es für wahrscheinlich, dass Eleidin und Keratohyalin mit der Chitinsubstanz nahe verwandt sind.

Auf dem Wege der Verhornung entstehen auch die provisorischen Larvenzähne (Hornzähne) der Batrachier, welche als rein epithelial aufzufassen sind; nach *Eilhard Schultze* kann man Hauptzähne und Nebenzähne unterscheiden; die Hauptzähne liegen als derbe, stumpfwinklige, nach der Fläche gebogene Hornscheiden (Fig. 238) auf knorpelig gestützten Querwülsten des Ober- und Unterkiefers, die Nebenzähne liegen auf seitlichen, den Lippenwülsten angehörigen Papillen als Reihen von Stiftchen. Die obere Zellschichte des wallartigen Epithellagers, in welchem die Hauptzähne stecken, verwandelt sich vor und hinter ihnen zu einer derben, mit ihnen verschmelzenden Horndecke, die sich ebenso wie die äussersten Enden der Stiftchen durch braunschwarzes Pigment markiert und aus ganz flachen, vollständig verhornten Schüppchen besteht (Fig. 239).

Fig. 238. Fig. 239.



Entwickelter Hauptzahn einer Larve von Rana esculenta, nach *Jarisch*.

Senkrechter Durchschnitt durch die Matrix eines Hauptzahnes einer 12 *mm* langen Larve von Rana esculenta, nach *Jarisch*.

Die Bildung des Pigments.

Bis in die neueste Zeit galt allgemein die Ansicht, dass das Pigment direct aus dem Blute stamme; einzelne Autoren wollten neben dieser Entstehungsweise noch die Bildung des Pigments aus dem Protoplasma pigmentfreier Zellen gelten lassen. *Mertsching* hielt

das Pigment für ein Degenerationsproduct des Zellkerns, und *Jarisch* suchte nachzuweisen, dass das Pigment nur ein Product des Protoplasmas sei (metabolische Entstehung des Pigments).

Cornil und *Ranvier* fanden an Froschlarven zu einer Zeit, wo sie noch kein rothes Blut haben, in den Oberhautzellen ein schwarzes körniges Pigment; *Jarisch* fand bei Batrachiern in jenen Larvenstadien, in denen noch keine Differenzierung stattgefunden hat, im Bereich der pigmentierten Zellen der obersten Epidermislage Dotterplättchen mit bräunlichem Farbenton, in denen Granula auftreten, welche allmälig die Farbe und Beschaffenheit des braunen körnigen Pigments annehmen. Bei den Teleostiern lösen sich nach *Kupffer* und nach *Wenckebach* die künftigen Pigmentzellen von den Zellen des Keimsaumes los und verbreiten sich gleichmässig über die Dotterfläche.

An den Eiern der Batrachier ist die oberflächlichste Schichte schon in den frühesten Stadien dunkler gefärbt als die tiefer liegenden Zellen. Untersucht man künstlich befruchtete Eier von Echinus saxatilis, so findet man, dass die im Innern des Dotters gelegenen röthlichen Theilchen gegen den Rand des Eichens hinaufrücken, und dass beim Fortschreiten des Furchungsprocesses die Furchungsstücke an der Oberfläche dunkler erscheinen als in der Mitte; bei Beginn der Darmbildung liegen die pigmenthaltigen Furchungskugeln an der äussersten Circumferenz des Eies (*Schenk*). *Cattaneo* fand beim Siredon, dass der Dotter an der Peripherie schwarze und gelbe Pigmentkörnchen besitze.

Ehrmann glaubte, dass nur Bindegewebszellen als Pigmentbildner fungieren, und dass sie das Material dazu aus dem Hämoglobin entnehmen. Im Gegensatze dazu sah *Jarisch* als Bildner des Hautpigments die Epithelzellen an; dem Auftreten der Pigmentkörper geht die Bildung tingibler Körper im Protoplasma der Epithelzellen vorher, und *Jarisch* leitet sie vom Kerne der betreffenden Zellen ab.

F. Winkler hat die Pigmentbildung an den Eiern von Bufo cinereus studiert und fand, dass sich das Pigment bereits in den frühesten Entwicklungsstadien, noch vor Einleitung des Furchungsprocesses, finde. Das Pigment liegt im äussersten Umkreise und zieht von der Oberfläche gegen die Tiefe, als ob es die Grenze der späteren Furchungskugeln anzeigte; die erste Anlage der Furchung

spricht sich also in der Ablagerung des Farbstoffes aus. Die Dotterplättchen sind an der Stelle der Pigmentablagerung selbst und in deren nächster Umgebung viel kleiner als in den übrigen Theilen des Eies; wenn sich die Pigmentlage an den Furchungslinien verdickt, so geschieht dies wieder durch Zerfall der Dotterplättchen. Das im Batrachierei von Anfang an vorhandene Pigment reicht nicht aus, um die sich stets vermehrenden Furchungskugeln zu färben und das Pigment zu bilden, welches sich in allen drei Keimblättern bei der Weiterentwicklung bildet und im Ektoderm und Entoderm anfangs bedeutend stärker angehäuft ist als im Mesoderm. Bei den Zellen, welche eine Höhle, wie die Darmhöhle oder das Medullarrohr, umschliessen, liegen die Pigmentkörnchen an der dem Hohlraum zugewendeten Fläche und bilden einen Saum. Jede Thätigkeit der Zellen, welche zu einer neuen Bildungsform in der Embryonalanlage führt, veranlasst auch eine Vermehrung des Pigments in frühen Stadien. *Winkler* erbrachte den Nachweis, dass jede embryonale Zelle Pigment bilden könne, ohne Mithilfe des Blutfarbstoffes, wenn auch das im Ei vor Einleitung der Furchung vorhandene Pigment von dem Mutterboden mitgegeben ist und hier hämatogenen Ursprungs sein dürfte.

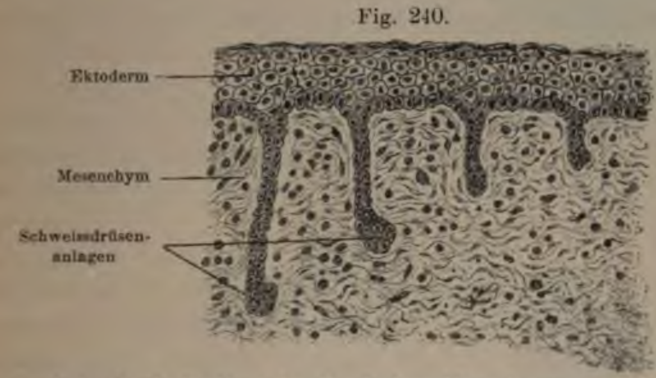
In späteren Entwicklungsstadien zeigen sich Pigmentzellen, in denen Pigmentkörnchen eingeschlossen sind, welche sich durch eine lebhafte Molecularbewegung auszeichnen und sogar den Zellleib verlassen können.

Entwicklung der Schweissdrüsen.

Die Bildung der Drüsen erfolgt in der ersten Anlage in ähnlicher Weise, wie wir es für die Horngebilde im Allgemeinen beschrieben haben. *Kölliker* betrachtet die Schweissdrüsen als Einsenkungen der *Malpighi*'schen Schichte in die Cutis zwischen die Cutisleisten, auf denen die Papillen stehen. In den Thälern um diese Leisten senken sich die tiefsten Zellenlagen der *Malpighi*'schen Schichte in die Cutis; beim Menschen ist der Abstand der Einsenkungen von einander verschieden; in der Achselhöhle ist der Abstand grösser als in der Hohlhand. Gegen Ende des vierten Monates sind die Schweissdrüsen angelegt und erscheinen anfangs dadurch, dass die Cylinderzellen der *Malpighi*'schen Schichte an-

einander liegen, als solide Fortsätze; diese anfangs soliden Gebilde erhalten bald eine Höhlung. Am untersten Ende der Schweissdrüse zeigt sich eine schwache kolbenförmige Auftreibung (Fig. 240),

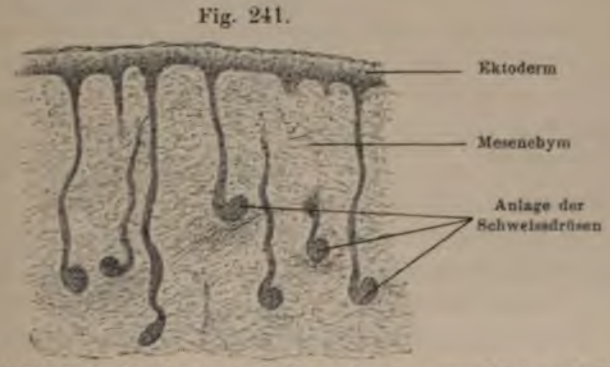
Fig. 240.



Querschnitt durch die Haut der Hand eines 10 *cm* langen menschlichen Embryos.

welche gegen das Hauptrohr eine Krümmung zeigt; diese Krümmung ist die erste Anlage zur Bildung eines Knäuels. Die zweite Krümmung

Fig. 241.



Querschnitt durch die Fusssohlenhaut eines 15 *cm* langen menschlichen Embryos.

zeigt sich an einer höheren Stelle des geradlinig verlaufenden Rohres und erfolgt gewöhnlich in einer der ersten Krümmung entgegengesetzten Richtung (Fig. 241). Die Entwicklung aller Schweissdrüsen beginnt nicht zu gleicher Zeit; man findet stets Uebergangsstufen, besonders an dem Radialrande und an dem Ulnarrande der Hand. So sieht man bei 10 *cm* langen menschlichen Embryonen an diesen

Stellen die ersten Anlagen bis zur kolbigen Auftreibung auf einem Schnitte in der Reihenfolge nebeneinander.

Nach *Kölliker* stehen die Anlagen der Schweissdrüsen mehr geradlinig und sind dünner als die Haaranlagen. In ähnlicher Weise wie die Schweissdrüsen entwickeln sich auch die Ohrenschmalzdrüsen.

Der Ausführungsgang der Schweissdrüsen zeigt sich in der Nähe der *Malpighi*'schen Schichte sehr frühzeitig ziemlich weit. Die Epidermislage zieht durch eine gewisse Zeit über den Ausführungsgang hin, so dass die Schweissdrüse anfangs nicht frei mündet. Bei 25 *cm* langen menschlichen Embryonen sieht man schon an den Schweissdrüsen die Ausführungsgänge deutlich erweitert, und man findet eine schwache, schraubenzieherförmige Anordnung des in der Epidermis liegenden Abschnittes (Fig. 242). Die Windungen der Schweissdrüsen vermehren sich in der Tiefe der Cutis, so dass das ganze Rohr länger wird, und werden von den umliegenden Blutgefässen mit Zweigen versorgt. Die Elemente des Mesoderms betheiligen sich an der Ausbildung der Membrana propria und des umgebenden Bindegewebes. Am Ende des siebenten Monates ist die Drüse so weit ausgebildet, dass sie der Schweissdrüse ähnlich ist, wie wir sie bei Erwachsenen finden.

Fig. 242.



Querschnitt durch die Haut der Vola manus eines 25 *cm* langen menschlichen Embryos.

Eine **Schweissabsonderung** scheint aber nach *Preyer* im Embryonalleben nicht stattzufinden. Zur Zeit, da der Ausführungsgang durch die oberhalb liegenden Epidermiszellen verlegt ist, ist die Schweisssecretion durch die epitheliale Verklebung unmöglich; wenn aber die oberflächlichen Lagen der Epithelschichte abgestossen sind, so rücken jene Zellenlagen, welche die tiefste Schichte des Rete Malpighii bildeten und das Ende des Ausführungsganges umgaben, an die Oberfläche der Haut; sie halten damit auch das Verhältnis zum Ausführungsgange aufrecht, indem sie dessen Lumen umgrenzen und dessen Verklebung hindern.

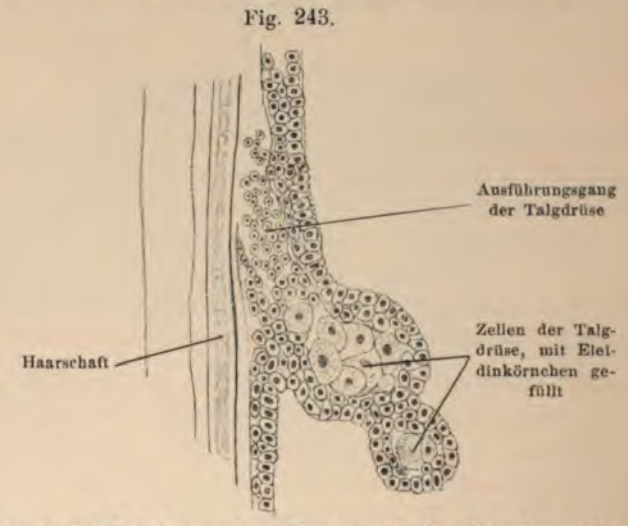
Entwicklung der Talgdrüsen.

Die Talgdrüsen finden sich an der ganzen Hautoberfläche, soweit Haare an ihr auftreten. Freie Ausführungsgänge kommen an den Talgdrüsen in den kleinen Schamlippen und am äusseren rothen Lippenrande vor. Nicht an allen Stellen der Hautoberfläche sind die Talgdrüsen gleich entwickelt; man findet auch hier verschiedene Entwicklungsstufen, die mit den verschiedenen Phasen der Haarbildung zusammenfallen.

Zuerst erscheinen die Talgdrüsen an den Augenbrauen, später treten sie an den Extremitäten auf. *Kölliker* hat die Entwicklung der Talgdrüsen eingehend geschildert; nach *Grefberg* sieht man noch, bevor der Durchbruch des Haares vollzogen ist, seitliche Anschwellungen an der Wurzelscheide des Haares, welche buckelartig über das Niveau als Talgdrüse hinausragen. Im Wesentlichen liefern die Elemente der *Malpighi*'schen Schichte, welche die äusserste Lage der Wurzelscheide bildet, das erste Substrat zur Entwicklung der Talgdrüse; sie erscheinen anfangs cylindrisch und später cubisch. Die Gebilde des Mesoderms umgeben die Drüse, und die dem Epithel angrenzenden Elemente bilden eine dünne Membran, in welche Kerne eingelagert sind. Die Ausbuchtungen zur Talgdrüse können anfangs mehrfach sein, die sich in späteren Stadien so gestalten, dass sie zu einem gemeinschaftlichen Ausführungsgange confluieren; die Wurzelscheide zeigt anfangs mehrere buckelförmige Auftreibungen, die sich einander umso mehr nähern, je weiter sie sich vom Haare entfernen. Dort, wo sie anfänglich mit weiter Mündung an der Wandung des Haares gelegen waren, sieht man

dann einen einfachen Ausführungsgang. Die Cylinderzellen, welche an der Wandung der Talgdrüse liegen, bilden das Substrat für die neuen Zellen, welche in die Mitte der Talgdrüse fallen, den Hohlraum der Drüse ausfüllen, grösser und polygonal erscheinen, mit kleinen Kernen versehen sind; ihr Protoplasma zeigt einen grobkörnigen Inhalt; manche Farbstoffe nehmen sie schwächer auf; dies sind die ersten Talgzellen, welche wahrscheinlich aus den Cylinderzellen hervorgegangen sind und verhornte Epithelialelemente darstellen, die auf einem geringeren Grade der Verhornung stehen und

Fig. 243.



Querschnitt durch die Talgdrüse eines Haares von der Nasenhaut eines 25 *cm* langen menschlichen Embryos.

gleichsam ein weiches Hornmaterial darstellen. Gewöhnlich findet man die Talgdrüsen im Embryo mit Zellen vollgefüllt. Die Körnchen, die im Protoplasma der Talgdrüsenzellen (Fig. 243) auftreten, sind nach *F. Winkler* und *v. Schrötter* nicht Fett, sondern sind mit dem Eleidin (Keratohyalin) zu identificieren; neben den Körnchen, die oft in Netzform angelegt sind, treten auch grössere tropfenartige Gebilde im Protoplasma auf, die als Eleidintropfen anzusehen sind.

Nach *Winkler* und *v. Schrötter* sammeln sich die Körnchen zuerst rings um den Kern und erfüllen von da aus die ganze Zelle; dann wird der Kern verdeckt; wenn sich die Körnchen zu einem intracellularen Netzwerk anordnen, so tritt wieder ein Kern hervor

und überdauert auch das Verschwinden der Körnchen; endlich aber zerfällt der Kern definitiv, und die Zelle zeigt fettigen Inhalt. Die Fetteinlagerung beschliesst die Entwicklung der Drüse.

Die Körnchen im Innern der Talgdrüsenzellen zeigen sich nicht in allen Zellen der Talgdrüse in gleichem Masse. So sind sie in den Talgdrüsen des rothen Lippenrandes an allen Zellen anzutreffen, während sie in den Haartalgdrüsen in grösserer Menge nur an den central gelegenen, gewöhnlich etwas grösseren Zellen auftreten.

Die Talgdrüsen sondern während des Embryonallebens beim Menschen, etwa vom fünften Monate angefangen, ziemlich viel Talg ab, welcher sich mit den abgestossenen Wollhärchen und abgestossenen Epidermiszellen vermischt und die Vernix caseosa bildet. Diese besteht aus Fett, Fettkrystallen, namentlich Cholesterinkrystallen, zahlreichen Epidermiszellen und Wollhaaren. Beim Neugeborenen findet sie sich meist in der Achselgegend, Leistengegend und Ellenbogen angehäuft.

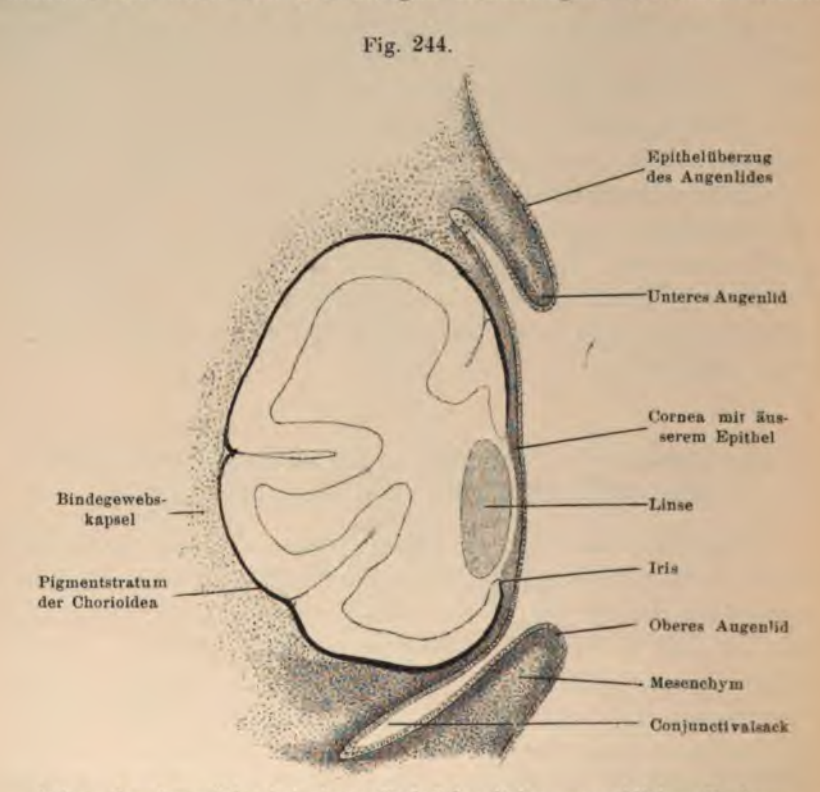
Entwicklung der Augenlider, der Meibom'schen Drüsen, der Thränencanälchen und der Thränendrüse.

Nachdem sämmtliche Theile des Auges angelegt sind, bildet sich in der Circumferenz des Auges ein dasselbe umgebender Wulst, welcher der Anlage der Augenlider entspricht; der obere Theil und der untere Theil des Wulstes wachsen einander entgegen (Fig. 244); am inneren Winkel wird später ein Theil des Wulstes abgegrenzt und bildet sich zum dritten Augenlide, beziehungsweise zur Caruncula lacrimalis, um. Die beiden Augenlider verkleben beim Menschen im dritten bis vierten Embryonalmonate miteinander durch epitheliale Elemente.

Die Augenlider bestehen aus Mesodermelementen und sind von ektodermalen Gebilden überkleidet; letztere zeigen an der äusseren Oberfläche bis zum inneren Lidrande das Verhalten des übrigen Epithels, an der inneren Oberfläche erscheinen sie als einzellige Lage. Dadurch wird der Conjunctivalsack ausgebildet, welcher durch die Verklebung der Augenlidränder geschlossen wird (Fig. 245). Die Verklebung der Augenlider findet in der ganzen Ausdehnung des Lidrandes statt. *Bischoff*, *Arnold*, *Donders*, *Schweigger-Seydel*, *Kölliker*, *Grefberg* u. A. beschäftigten sich mit der Verklebung

der Augenlider, wobei auch die Bildung der *Meibom*'schen Drüsen berücksichtigt wurde, indem sich die *Meibom*'schen Drüsen während der Verklebung der Augenlider gleichzeitig mit Haaranlagen entwickeln (Fig. 246). Die Haaranlagen der Augenwimpern unterscheiden sich nicht von den übrigen Haaranlagen. Wie man sich an

Fig. 244.



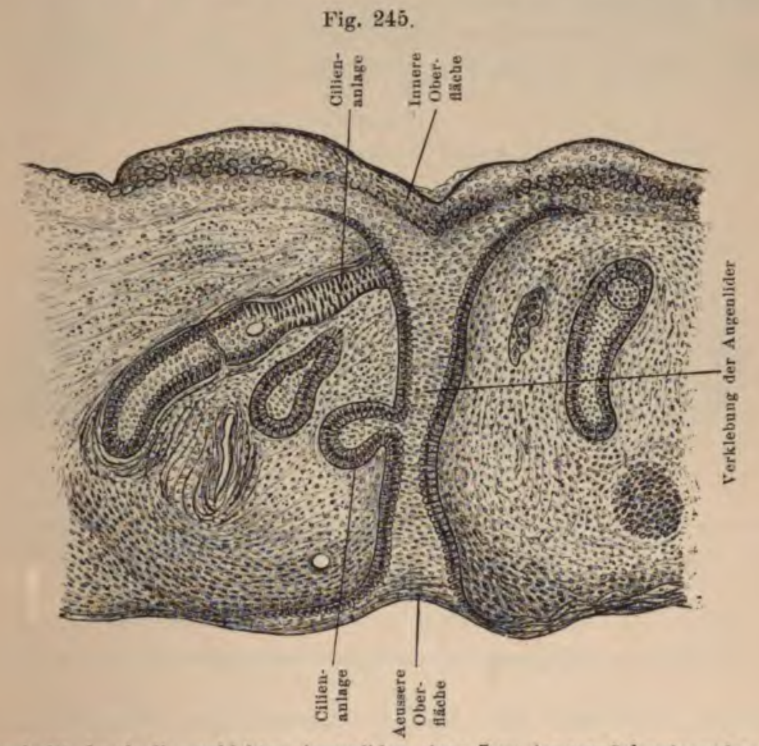
Anlage des Augenlides bei einem fünfwöchentlichen menschlichen Embryo.

Schnittreihen durch die verklebten Augenlider überzeugen kann, treten die Haaranlagen in mehreren Reihen hintereinander auf; es ist daraus ersichtlich, dass die Distichiasis der Cilien als angeboren zu betrachten ist.

Häufig kommen viele der angelegten Cilien nicht zur vollen Entwicklung; schon während des Verklebtseins der Augenlider, besonders aber bei der Lösung der Augenlider, gehen viele Cilien, namentlich jene, die dem inneren Lidrande zugewendet sind, zugrunde.

Während der Verklebung bildet sich vom Verklebungsrande aus die *Meibom*'sche Drüse, deren Anlage als eine Fortsetzung der Cylinderzellenlage der *Malpighi*'schen Schichte in die mesodermalen Elemente des Augenlides auftritt. Diese erste Anlage zeigt noch keine Höhlung, sondern ist solid, ungefähr ähnlich den Anlagen

Fig. 245.



Querschnitt durch die verklebten Augenlider eines 7 *cm* langen Schweinsembryos.

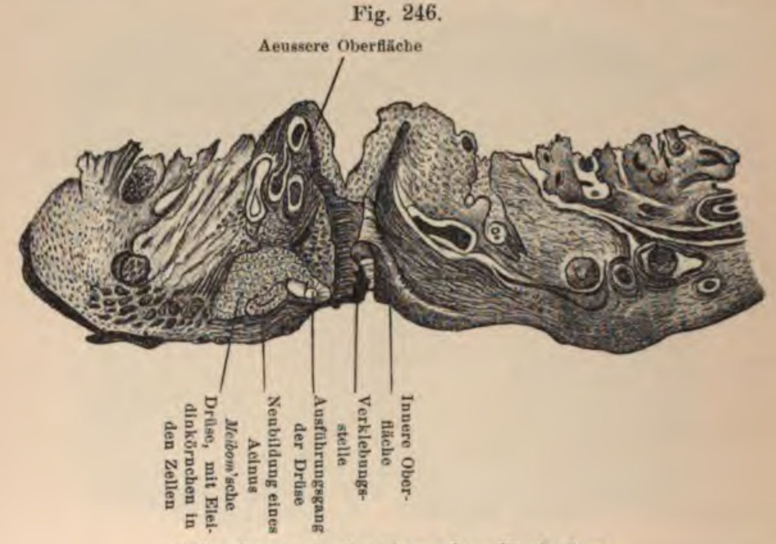
der Talgdrüsen, welche von ihrer frühesten Anlage an von Zellen erfüllt sind. Die tiefsten cylindrischen Zellenlagen bilden das Substrat für die Zellen, welche die später sich entwickelnden Läppchen der Drüse ausfüllen. Durch das Entgegenwachsen der mesodermalen Elemente entstehen mehrere Acini, welche anfangs oblong erscheinen; später aber wird ein Theil derselben zum kurzen Ausführungsgang umgestaltet, während der tiefste Theil des oblongen Acinus durch eine Vermehrung der Zellen in kugeliger Weise aufgetrieben wird. Die Drüsenzellen sind sämmtlich mit Körnchen erfüllt, welche nach

F. Winkler und *v. Schrötter* als Eleidinkörnchen aufzufassen sind (Fig. 247).

Die mesodermalen Elemente bilden um jeden Acinus die Tunica propria und schliessen sich an den Hauptgang als Verstärkung der Wand an. Ein grosser Theil der Drüse liegt zwischen den Muskelfasern des Augenlides.

Schon während des Embryonallebens, noch vor der Trennung der verklebten Augenlider, sind die Augenlidmuskeln vor-

Fig. 246.



Lidspalte eines vier Tage alten Kaninchens.

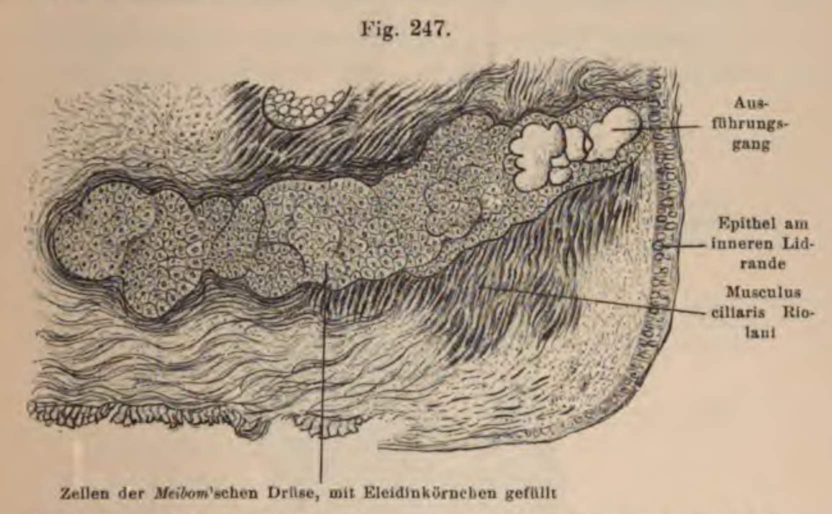
handen; doch sind die einzelnen Muskeln (M. ciliaris Albini, M. Riolani) noch nicht von einander gesondert.

Die Verklebung wird dadurch aufgehoben, dass sich an der verklebten Stelle anfangs vom Innenrande her eine Einziehung bildet, der bald darauf eine Einziehung von der Aussenseite her entgegentritt; beim Menschen vollzieht sich die vollständige Lösung der Verklebung am Anfang des siebenten Monates, bei einigen Säugethieren in der ersten Woche des extrauterinen Lebens; bei einigen Reptilien entwickelt sich in Folge des bleibenden Verschlusses der Augenlider eine durchsichtige Membran vor der Hornhaut.

Die Nickhaut einiger Thiere wird als eine Falte der Bindehaut von der Innenseite her angelegt.

Die Thränendrüse bildet sich im dritten Monate an der Uebergangsstelle der Conjunctiva bulbi in die Conjunctiva palpebrarum; sie besteht anfangs aus soliden Sprossen des Epithels der Conjunctiva, welche mehrfach verzweigt und nach und nach hohl werden. Die ursprüngliche Vertiefung wird zum Ausführungsgange, mit dem die aus den hohlen Sprossen entstehenden Acini in Verbindung treten. Die Umgebung der Drüse wird von mesodermalen Elementen gebildet, mit denen gleichzeitig die Gefässe zu der Drüse hinzutreten.

Fig. 247.



Durchschnitt durch die *Meibom*'sche Drüse eines 15 *cm* langen menschlichen Embryos.

Frühzeitig tritt an dem inneren Augenwinkel eine Furche gegen die Nasenhöhle auf. Der Oberkieferfortsatz und der Nasenfortsatz, die wir bei der Bildung des Gesichtes näher kennen lernen, begrenzen frühzeitig diese Furche. Diese Furche entspricht dem Thränencanal, der das Secret der Thränendrüse und anderer in der Nähe gelegener Drüsenformationen in die Nasenhöhle führt.

Die Thränenröhrchen bilden sich nach *Born* am inneren Rande des Augenwinkels in Form einer soliden Leiste, welche in das darunter liegende Bindegewebe eingesenkt wird. Diese Einsenkung ist anfangs solid und wird später ausgehöhlt; aus dieser unpaarigen Anlage bilden sich dann zwei Röhrchen. Zuerst geht

das obere Thränenröhrchen aus der Epithelleiste hervor und gibt das Material zur Bildung des unteren Röhrchens.

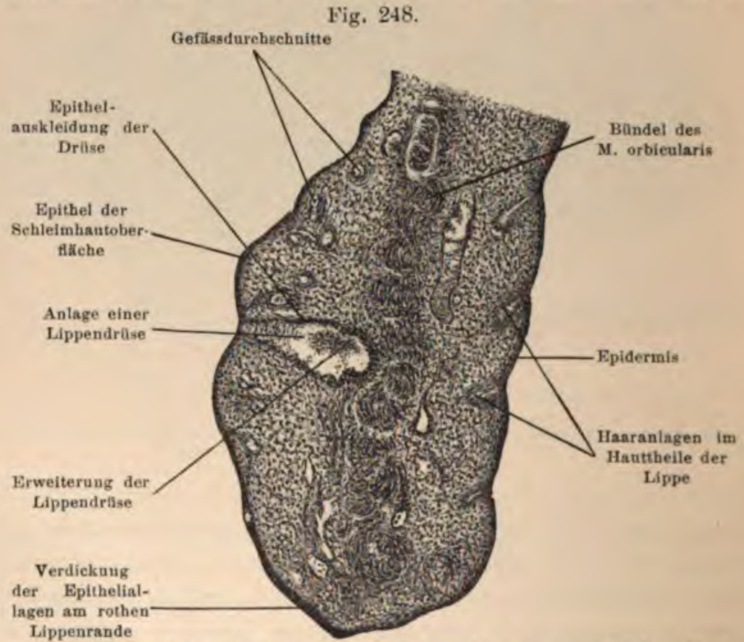
Nach *Ewetzki* entstehen die beiden Thränenröhrchen aus der Epithelleiste dadurch, dass das Bindegewebe hineinwuchert und die Epithelleiste in zwei Abschnitte sondert.

Nach *Kölliker* entwickelt sich der Thränencanal aus einer Thränenrinne, die von zwei Wülsten begrenzt wird; die beiden Wülste legen sich aneinander und schliessen die Rinne zum Thränencanal.

Drüsen in der Mund- und Nasenhöhle.

In ähnlicher Weise wie die Thränendrüse entwickeln sich auch die Drüsenformationen der Lippe, der Mundhöhle und der Nase.

Fig. 248.



Sagittalschnitt durch die Unterlippe eines 7·5 *cm* langen menschlichen Embryos.

Es bildet sich zuerst eine Einsenkung der Epithelschichte, dann kommt es zur Sprossenbildung aus dem Epithel; die Sprossen, die anfangs solid sind, verzweigen sich mehrfach, gestalten sich zu hohlen Schläuchen um und treten mit dem Ausführungsgange, der aus der ursprünglichen Vertiefung der Epithelschichte hervorgeht, in Verbindung. Der Ausführungsgang erhält sein Cylinderepithel,

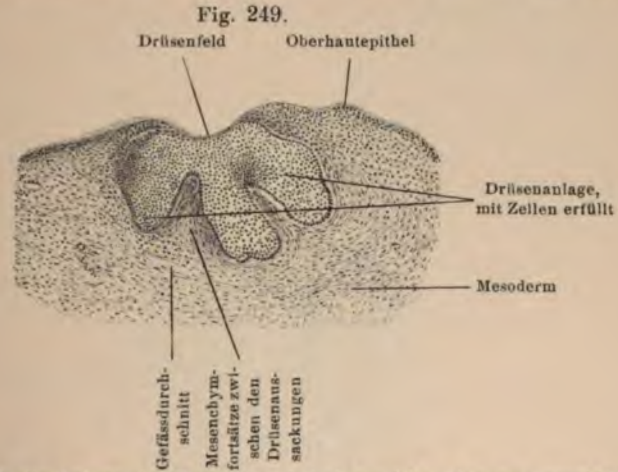
während sich die Zellen in den seitlichen Sprossen umgestalten und zu Drüsenzellen werden (Fig. 248).

Ueber die Speicheldrüsen und über die Zähne, welche gleichfalls aus dem äusseren Keimblatte stammen, wird bei der Schilderung der Mundhöhle gesprochen werden.

Entwicklung der Mamma.

An der Stelle, an der sich die Brustdrüse bildet, sieht man beim menschlichen Embryo am Ende des zweiten Monates eine Ver-

Fig. 249.

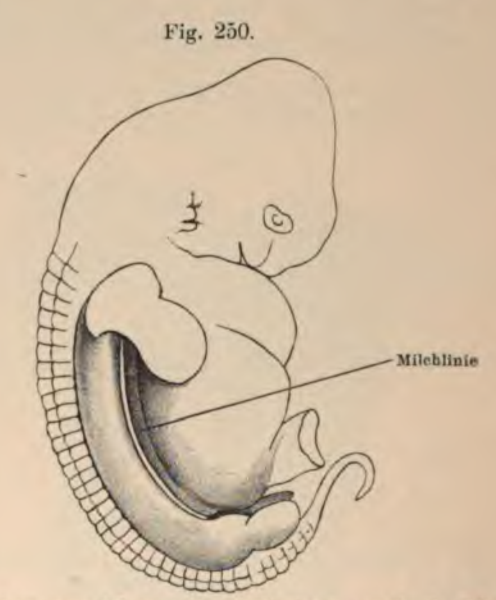


Querschnitt durch die Anlage der Brustdrüse bei einem 14 *cm* langen menschlichen Embryo.

dickung der epithelialen Gebilde, wobei sich die Zellen der *Malpighi*'schen Schichte in Form einer rundlichen unebenen Masse in die Cutis einsenken (*Huss*). Von dieser Verdickung aus treten mehrere zapfenförmige Fortsätze in die Bindegewebsschichte aus. Die Stelle, welche der Drüsenentwicklung auf der Oberfläche entspricht, wird als Drüsenfeld (*Huss, Hertwig*) bezeichnet, ist anfangs vertieft und zeigt eine kleine Einziehung, in welche die Drüsengebilde münden (Fig. 249); das Drüsenfeld wird vom Drüsenwalle begrenzt; dieser entspricht der bei Echidna vorhandenen Mammartasche, welche das Ei trägt und das im unreifen Zustande ausschlüpfende Junge durch das Secret der in die Mammartasche einmündenden Hautdrüsen ernährt. Für die eigentlichen epi-

thelialen Drüsenelemente dient vorzüglich die tiefste Lage der Zellen der *Malpighi*'schen Schichte. Aehnliche Milchdrüsen finden sich auch bei den Monotremen, wo nicht ein zusammenhängender Milchdrüsencomplex vorhanden ist, sondern mehrere kleine Hautpartien als Drüsenfelder fungieren. Durch das Auftreten seitlicher Knospen vergrössert sich der Drüsencomplex bei der in Entwicklung begriffenen Milchdrüse, wobei die mesodermalen Elemente das umgebende Bindegewebe liefern.

Fig. 250.



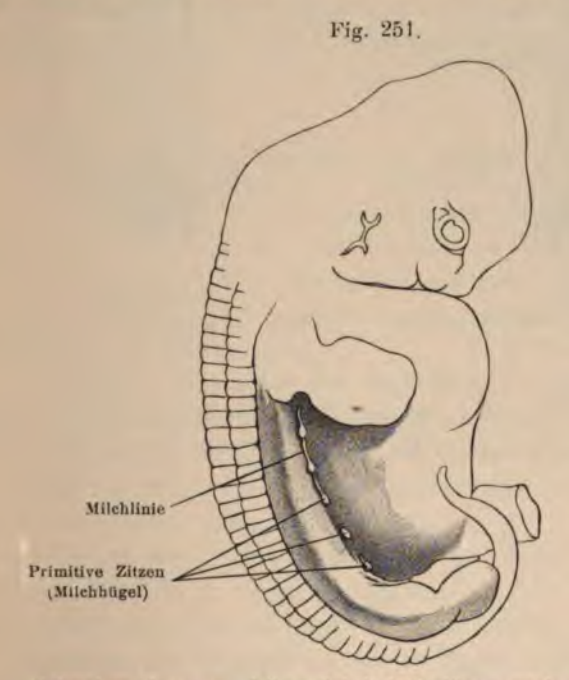
Schweinsembryo von 1·5 *cm* Scheitelsteisslänge, nach *O. Schultze.*

Bei jenen Thieren, bei denen mehrere Milchdrüsen in einer Reihe vorkommen, wurde von *O. Schultze* eine epitheliale, paarig zu beiden Seiten längsverlaufende Epidermisleiste (Milchlinie) beschrieben (Fig. 250). Im Laufe der Entwicklung bekommt diese Leiste in gleichen Abständen befindliche rosenkranzähnliche (Fig. 251) Verdickungen (Milchhügel oder primitive Zitzen), welche durch Schwund der verbindenden Epithelzellen isoliert werden, so dass jede Milchdrüsenanlage als circumscripte Epithelverdickung erscheint.

Im siebenten Monate ist bei dem menschlichen Embryo die Milchdrüse entwickelt. Die einzelnen Sprossen werden bald darauf durch das Entgegenwuchern der Mesodermelemente vermehrt, und

es kommt auf diese Weise zur Vergrösserung des Drüsenparenchyms. Kurz vor der Geburt werden nach *Kölliker* die ursprünglich solid angelegten Drüsengänge hohl, die central gelegenen Zellen gehen in Verfettung über, die Fetttröpfchen werden in einer Flüssigkeit suspendiert und nach aussen entleert. Die Milch, welche bei Neugeborenen secerniert wird, führt den Namen Hexenmilch.

Fig. 251.



Schweinsembryo von 1·9 *cm* Scheitelsteisslänge, nach *O. Schultze.*

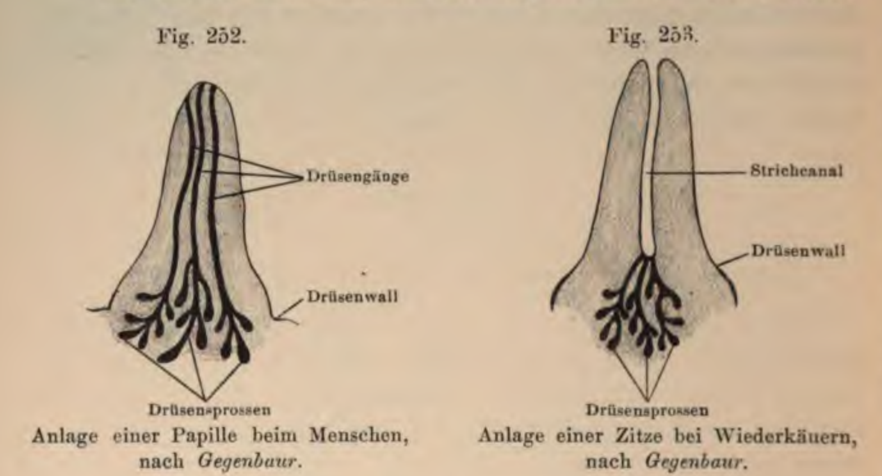
Während bei der Talgdrüse die Drüse constant mit Zellen angefüllt ist und die Zellen auch im Ausführungsgange liegen, werden die Drüsenfortsätze der Mamma derart umgestaltet, dass sie Hohlräume darstellen.

Wenn beim Menschen überzählige Brustdrüsen vorkommen, so liegen sie immer in der ursprünglichen Milchlinie, welche von der Achselgrube bis zur Leistenbeuge reicht.

Beim menschlichen Embryo tritt in der Mitte der Drüsenfelder eine kleine Erhabenheit auf, welche eine einem Nadelstiche ähnliche Vertiefung zeigt. Die Erhabenheit stellt die Papille dar, in welcher

die Drüsengänge ausmünden (Fig. 252). Diese Form findet sich beim Menschen, den Affen, den Halbaffen und den Beutelthieren.

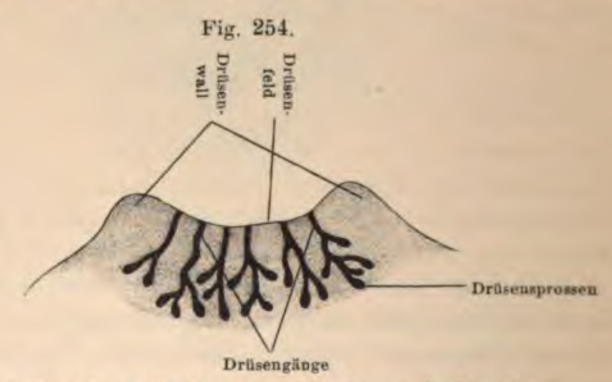
Bei den Wiederkäuern, den Pferden, Schweinen und Carnivoren



Anlage einer Papille beim Menschen, nach *Gegenbaur*.

Anlage einer Zitze bei Wiederkäuern, nach *Gegenbaur*.

entsteht die Papille nicht in der Mitte des Drüsenfeldes, sondern aus dem sehr verlängerten Hautwall, der das Drüsenfeld umgibt.



Erste Anlage einer Milchdrüse bei Echidna, nach *Gegenbaur*.

Dadurch wird in der Zitze der Wiederkäuer ein sogenannter Zitzencanal (Strichcanal) gebildet, in dessen Grunde die Milchdrüsengänge ausmünden (Fig. 253).

Die Zitze der Wiederkäuer und die Papille des Menschen repräsentieren verschiedene Bildungstypen. Die Grundform in

der Entwicklung der Brustdrüse, von welcher aus sich der Wiederkäuertypus (Zitzenbildung) und der menschliche (Papillenbildung) entwickelt hat, findet *Gegenbaur* beim Känguruh, bei welchem zu verschiedenen Lebensperioden beide Typen vorhanden sind. Bei Echidna und Ornithorhynchus verbleiben die ersten Bildungszustände in der Form von Ausmündungen der Milchdrüsengänge auf die Oberfläche (Drüsenfeld) ohne Papille und ohne Hauttasche; sie entsprechen also der Anlage von schlauchförmigen Hautdrüsen (Fig. 254).

Entwicklung der Haut bei den wirbellosen Thieren.

In ähnlicher Weise wie bei den Wirbelthieren erfolgt die Bildung der Haut auch bei den Wirbellosen aus dem Ektoderm. Bei den Coelenteraten wird die äusserste Schichte der ektodermalen Elemente zur Haut geformt, während der grösste Theil des Ektoderms zu Nervengebilden wird.

Die Epidermis kann bei den Wirbellosen durch die Cuticularablagerung (Chitinisierung, Verkalkung etc.) wesentlich umgestaltet werden. Die Hornformationen bilden sich auch hier aus dem Ektoderm unter Beihilfe des Mesoderms. Auch die Spinndrüsen sind ektodermale Einstülpungen.

Der Typus des Exoskelets ist bei den Wirbellosen sehr stark verbreitet, besonders in Form der Cuticula, welche bei den Arthropoden vollständiger ausgebildet erscheint. Aehnlich der Cuticula ist auch die Schale der Mollusken und der Brachiopoden, welche sich als Platten (Cuticularplatten) in gewissen Abschnitten entwickeln. Der Mantel der Ascidien gehört gleichfalls dem Exoskelet an; nach *Hertwig* und *Semper* entsteht er in Form einer Cuticula auf der Epidermis unter Mitbetheiligung der Epidermiszellen.

Bei den Crustaceen entwickelt sich aus der ektodermalen Zellenschichte des Embryos das cuticulare Chitinskelet der Larve. *Tullberg* hat am Panzer des Hummers nachgewiesen, dass das Chitinskelet durch eine Umwandlung des Zellprotoplasmas entstehe. Die Zellen der Hypodermis chitinisieren nicht blos an der Oberfläche, sondern auch in ihren tieferen Theilen, so dass neben dem Chitinpanzer noch chitinisierte Fortsätze in das Mesodermgewebe entstehen. Nach *Reichenbach* fungieren diese Fortsätze theils als Stützen

des Panzers, theils als Ansatzleisten für die Muskeln. Auch *Claus* beschrieb bei Branchipus derartige Bildungen.

Bei den Embryonen der Arachnoiden zeigt sich eine doppelte Körperbedeckung. Wenn die junge Spinne die Eihülle verlässt, ist sie von einer structurlosen Cuticula bedeckt, die sich zuerst aus den Ektodermzellen gebildet hat; unter dieser Cuticula ist aber bereits die definitive, mit Haaren versehene Körperbedeckung vorhanden; die Cuticula wird später abgeworfen. Vor dieser Häutung und kurz nach der Häutung ist der Spinnenembryo noch unbeweglich; erst wenn auch die oberflächlichste Schichte der definitiven Körperbedeckung abgeworfen ist, erhält die Spinne ihre vollkommene Beweglichkeit. An der structurlosen Cuticula findet sich ein aus dem Ektoderm stammender Eizahn, der zur Sprengung der Eihäute zu dienen scheint; nach *Purcell* tritt der erste Riss im Chorion entsprechend dem Eizahn auf.

Bei den Insecten geht die Hypodermis gleichfalls aus einer directen Umwandlung der Zellen des Ektoderms hervor und gibt die Matrix für die Bildung der Borsten und Schuppen ab. Nach *Tichomiroff* und nach *Semper* sind als Mutterzellen für die Borsten und die Schuppen besonders grosse Zellen der Hypodermis anzusehen. Bei den Insecten senken sich Ektodermbildungen auch in die Tiefe und geben das Material für chitinisierte Sehnen als Ansatzpunkte der Muskeln (Flexor mandibulae) ab. Nach *Hatschek* sollen auch Tracheen aus dem Ektoderm entstehen können.

Bei den ektodermalen Formationen der Cephalopoden muss man den Mantel und die Schale unterscheiden; ein Theil des Mantels wird bei einigen Thieren hornartig (Loligo), bei anderen verkalkt (Sepia); diese harte Masse der Schulpe entsteht als Ausscheidung der Schalendrüse. Die Anlage der Schalendrüse tritt als Einstülpung im Mittelpunkte der Mantelanlage auf, anfangs als flache Grube, die sich bald zu einem Sacke umgestaltet. Dieser Sack wird von einem hochzelligen Epithel ausgekleidet und von mesodermalem Gewebe umgeben. Der Sack steht im Anfang mit der Aussenwelt durch eine kleine Oeffnung in Verbindung, die sich aber später schliesst, so dass die Schalendrüse abgeschlossen ist; in der Schalendrüse erfolgt die Abscheidung des Schulpes.

Bei den Tunicaten bildet sich in späteren Entwicklungsstadien in der Schwanzregion eine Cuticularschichte als dorsaler und ven-

traler Saum. Diese homogene cuticulare Schichte zeigt von Anfang an die Cellulosereaction. Bei einigen bleibt die cuticulare Schichte durch das ganze Leben als dünner Mantel erhalten, bei anderen wird sie zu einer ziemlich dicken Schichte. Nach *O. Hertwig* geht die Verdickung zum Theile dadurch vor sich, dass ektodermale Elemente in die Celluloseschichte einwandern; *Kowalewsky* hält die in den Cellulosemantel eingewanderten Zellen für Mesodermelemente, welche durch das Ektoderm durchtreten. Der histologische Charakter des Mantels erleidet im Entwicklungsgange wesentliche Veränderungen.

Physiologie der ektodermalen Gewebe im Embryo.

Die aus dem Furchungsprocesse hervorgegangenen Elemente besitzen keine hohe Widerstandsfähigkeit gegenüber den Einflüssen der Aussenwelt; mechanische Eingriffe, welche in den frühen Entwicklungsstadien vorgenommen werden, veranlassen in vielen Fällen das Absterben der Eier.

Nur in wenigen Fällen gelingt es, durch einen mechanischen Eingriff Veränderungen in dem Aufbau des Embryos zu erzielen. Im Vordergrunde stehen die oben genauer beschriebenen Untersuchungen von *Roux*, welcher eine Furchungskugel des Froscheies zerstörte und die übrigen Elemente des Eies zur Entwicklung brachte. Er fand, dass ektodermale Elemente aus dem nicht zerstörten Antheile des Eies in den verletzten Theil einwandern und hier eine weitere Entwicklung veranlassen (vgl. S. 53).

Das Hühnerei erträgt mechanische Läsionen des Hahnentritts, die vor und während der Bebrütung vorgenommen werden, verhältnismässig leicht; man findet dann freilich verschiedene Anomalien in der Entwicklung, doch zeigt sich, dass das Hühnerei eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit gegenüber äusseren Eingriffen besitzt. Wenn man aber während der Bebrütung die Eischale sorgfältig eröffnet und Mikroorganismen in das Ei in die Nähe des Keimes bringt, so wird die Entwicklung sistiert, indem die Mikroorganismen in die Zellenelemente eindringen und ihnen die Fähigkeit der Weiterentwicklung benehmen. Diese Versuche gelingen nicht blos mit jenen Mikroorganismen, die auf Thiere krankheitserregend einwirken, sondern auch mit jenen Mikroorganismen, die als harmlose Parasiten angesehen werden (*Lederer* und *Schenk*).

Die Elemente des Ektoderms zeigen in der ersten Zeit der Entwicklung, solange noch keine Verbindung zwischen den Centralgebilden und den Muskeln einerseits und den peripheren Antheilen des äusseren Keimblattes andererseits hergestellt ist, keine specifische Thätigkeit, welche auf eine Sinnesfunction schliessen lassen.

Die specifische Thätigkeit tritt erst ziemlich spät ein, wenn verschiedene Organe bereits so weit ausgebildet sind, dass Lebensvorgänge des Embryos nicht nur im Gebiete der Sinnesorgane, sondern auch im Stoffwechsel und in der Bewegung zu erkennen sind.

Die Thätigkeit der Sinnesorgane tritt lange vor der Fruchtreife auf. Die Abschliessung des Embryos von der Aussenwelt macht es aber wahrscheinlich, dass die Sinnesthätigkeit sich nur auf den eigenen Organismus erstreckt und der Embryo von aussen nur wenig Eindrücke aufnehmen kann, trotzdem die dazu bestimmten Apparate bereits vorhanden sind. Bei Meerschweinchen und bei Kaninchen hat *Preyer* nachgewiesen, dass gegen das Ende des Intrauterinlebens eine erhebliche Hautempfindlichkeit vorhanden ist. Wenn er mit einer dünnen Nadel in die Bauchwand hochträchtiger Thiere einstach und auf diese Weise die Embryonen reizte, so erfolgte eine reflectorische Bewegung der Föten. An ausgeschnittenen Kaninchenembryonen löste er durch mechanische Reize Bewegungen der Extremitäten aus. Durch Abkühlung zeigte sich eine Verminderung der Erregbarkeit. Die Reflexerregbarkeit ist im Allgemeinen gering und steigt gegen Ende der Schwangerschaft, so dass bei vorzeitig geborenen Embryonen die Reflexzeit viel länger ist als bei später, gegen Ende der Trächtigkeit geborenen Embryonen; mit dem Beginne der reflexhemmenden Gehirnthätigkeit sinkt die Reflexerregbarkeit wieder. Bei Meerschweinchenembryonen von 85 *g* ist nach *Preyer* der Cornealreflex noch nicht vorhanden, wohl aber schon ein schwacher Bindehautreflex. Chloroform wirkt auch auf Embryonen anästhesierend, freilich weniger durch die Respiration als beim Benetzen der Haut. Bei Kaninchenembryonen erzielte *Preyer* eine raschere Narkose als bei dem ausgetragenen Kaninchen.

Obgleich beim Hühnerembryo schon am fünften Tage die Beweglichkeit deutlich ist, so ist die Reflexerregbarkeit mit den uns jetzt zur Verfügung stehenden Hilfsmitteln erst am zehnten Tage nachweisbar. Nur die Reizbarkeit des Herzens ist bereits am dritten Tage der Bebrütung vorhanden. Demnach tritt die Sensi-

bilität des Embryos später in Erscheinung als das Bewegungsvermögen; letzteres scheint auf inneren Vorgängen zu beruhen und einer peripheren Reizung nicht zu bedürfen.

Die Empfindlichkeit der Haut, der Nasenschleimhaut, der Oberlippe, der Handfläche und der Fusssohle ist nach *Kussmaul* bei achtmonatlichen menschlichen Embryonen vollständig vorhanden. Bei siebenmonatlichen Embryonen aber ist mehrere Tage nach der Geburt die Reflexthätigkeit noch nicht ganz ausgebildet; so konnte *Kussmaul* bei siebenmonatlichen Embryonen durch Kitzeln der Nasenschleimhaut noch keine Reflexbewegung hervorrufen.

Nach *Preyer* und nach *Högyes* dauert nach dem Absterben des Säugethierfötus die Reflexerregbarkeit der Haut länger als die Athembewegung. Erstickt man ein trächtiges Thier, so zeigen die Embryonen noch lange nach dem Verschwinden der Reflexerregbarkeit an dem Mutterthiere das Erhaltensein der Hautreflexerregbarkeit.

Bezüglich des Temperatursinnes des Fötus ist zu bemerken, dass man sich beim Erwärmen und Abkühlen eines Hühnereies am 20. Tage, wenn das Piepen des Hühnchens schon hörbar, aber die Eischale noch unverletzt ist, von dem Bestehen einer Temperaturempfindung überzeugen kann. Beim Abkühlen wird das Piepen lauter, beim Erwärmen (bis in die Nähe der Körpertemperatur des Embryos) schwächer.

Was den Gesichtssinn anbetrifft, so ist bei den durchsichtigen Augenmedien der Amphibien und Fische, die lidlose Augen besitzen, zu erwarten, dass das Licht durch die durchsichtigen Medien hindurch auf die Netzhaut einwirken könne. In den Anfangsstadien der Entwicklung sind die Medien nicht durchsichtig; die Linse wird erst durchsichtig, wenn die Linsenfasern fertiggebildet sind; zu gleicher Zeit erfolgt das Durchsichtigwerden des Glaskörpers in Folge einer Abnahme der zelligen Elemente und des Schwindens der Gefässe.

Vögel, deren Nester dem Sonnenlichte ausgesetzt sind, besitzen schon im Embryonalleben eine Sehnervenerregung; die weisse Eischale scheint die Lichtstrahlen durchzulassen. Bei den Säugethieren, die in einem finsteren Raume eingeschlossen sind, kann von einer Lichtempfindung nicht gut die Rede sein; bei siebenmonatlichen Embryonen des Menschen ist nach *Fuchs* der Sehpurpur in der Netzhaut bereits nachweisbar.

Die Fähigkeit, das Lid zu öffnen, ist beim Menschen bereits vor der Geburt vorhanden; denn frühgeborene Kinder öffnen die Augen unmittelbar nach der Geburt und können nach *Kussmaul* auf Hell und Dunkel reagieren. Allerdings ist hier, wie bei dem Säugethier- und Vogelauge, zu beachten, dass in Folge der Gefässe an der Linsenkapsel und im Glaskörper manche Sehstörungen vorhanden sein müssen. *Preyer* beobachtete, dass bei frühgeborenen Meerschweinchenembryonen die Pupillen sich verengern und erweitern, freilich erst gegen Ende der Tragzeit. Bei manchen Thieren, wie bei Meerschweinchen, scheint unmittelbar nach der Geburt die Lichtempfindung unangenehm zu sein, da sich die Neugeborenen stets ins Dunkle flüchten.

Bei einigen Säugethieren, wie bei den Raubthieren, bleiben die Augenlider längere Zeit verklebt; die Lichtempfindung ist aber trotzdem vorhanden.

Der Gehörsinn des Embryos scheint sich erst gegen Ende der Entwicklung vollständig auszubilden; in den ersten Stunden nach der Geburt reagieren aber die Kinder nicht auf Geräusche, weil früher das Fruchtwasser eine Schallleitung vermittelt haben dürfte, während nach der Geburt die umgebende Luft eine Verschlechterung der Schallleitung mit sich bringt und so eine vorübergehende Taubheit zu veranlassen scheint. Bei den Vogelembryonen dürfte sich dies anders verhalten, da sie bereits einige Tage vor dem Ausschlüpfen Luft athmen; es passen sich noch während des Eischalenlebens die Verhältnisse den Bedingungen des Aussenlebens an.

So lange im Mittelohre der Raum vom embryonalen Bindegewebe ausgefüllt ist, kann von einer Schallempfindung kaum die Rede sein, da zu dieser Zeit einerseits die Entwicklung der schallempfindenden Elemente noch nicht bis zur Ausbildung der specifischen Gehörzellen vorgeschritten ist und andererseits die bindegewebigen Massen im Mittelohre die Schallleitung erschweren. Die Kopfleitung aber scheint nach den Versuchen von *Preyer* auch beim Neugeborenen noch nicht vorhanden zu sein.

Der Geruchsinn gelangt beim Embryo deshalb nicht zur Function, da zur Geruchsempfindung eine Luftströmung nothwendig ist. Wenn auch während des Embryonallebens der periphere Endapparat des Geruchsorganes zur Entwicklung kommt und wahrscheinlich auch der N. olfactorius erregbar ist, scheinen die Bedin-

gungen für die Geruchsempfindung nicht vorhanden zu sein, da die ganze Nasenhöhle mit Amnioswasser ausgefüllt ist. Ob die Geruchsempfindung gleich nach der Geburt sich einstellt, ist beim Menschen schwer zu entscheiden.

Beim Vogelembryo dürfte das Eindringen von Luft in die Eischale in den letzten Tagen der Embryonalentwicklung auch in Bezug auf den Geruchsinn eine Empfindung möglich machen.

Bezüglich des Geschmacksinnes liegen Beobachtungen von *Kussmaul* vor, der bei sieben- bis achtmonatlichen menschlichen Föten aus der Stellung der Lippen eine verschiedene Reaction auf Zucker und auf Chinin erschloss. Inwieweit aus derartigen Versuchen eine Folgerung statthaft ist, soll hier nicht entschieden werden. Bei einem Anencephalus, dem die Brücke, die Hirnschenkel, die Vierhügel, ein Theil des Mittelhirns, der Grosshirnmantel und der Stammtheil der Hemisphären fehlten, konnte noch *Küstner* eine Geschmacksempfindung nachweisen.

Aus diesen über die Physiologie der embryonalen Sinnesorgane vorliegenden Beobachtungen lässt sich wohl nicht entscheiden, ob den Embryonen eine wirkliche Sinnesempfindung zukomme; denn die Bedingungen, unter denen die Versuche über Sensibilität angestellt wurden, sind ganz anders als sie im embryonalen Leben bestehen. Die Leitungsbahnen und die Centren sind vor der Geburt so weit ausgebildet, dass man sie in den meisten Fällen nach der Geburt als functionsfähig ansehen kann; jedoch ist zu bemerken, dass man beim Neugeborenen, sowie in den letzten Monaten der Schwangerschaft marklose Fasern an Stellen vorfindet, wo man sonst bei entwickelten Individuen markhaltige Fasern vorfindet, und dass auch nach Abschluss des Fötallebens in den verschiedenen Gebieten der Sinnessphäre eine Weiterentwicklung der Centra nachgewiesen ist.

Entwicklungsgeschichte des mittleren Keimblattes.

Sämmtliche Organe und Gewebe, mit Ausnahme jener, welche im äusseren Keimblatte angelegt sind, und der Gebilde, die aus dem Entoderm hervorgehen, finden ihre Anlage im mittleren Keimblatte (Mesoderm, motorisch-germinatives Blatt *Remak's*). Ihre Entstehungsweise ist bereits bei der Bildung der Keimblätter geschildert worden. Obgleich wir aus den Elementen, welche zum Mesoderm umgestaltet werden, die verschiedensten Formen von Geweben entstehen sehen, so sind dieselben von Anfang her nur Producte aus den epithelialen Elementen, welche zum grössten Theile die Circumferenz der Blastula bilden. Es liegt in der physiologischen Eigenschaft dieser Zellen, gleich nach der Bildung der Gastrula die verschiedenartigen Veränderungen zu zeigen, welche sich auf die Form, auf die Grösse und die Fähigkeit, zu verschiedenen Geweben sich umgestalten zu können, beziehen.

Die Gebilde des mittleren Keimblattes, einmal angelegt, zeigen ein Zellenlager, welches anfangs gar keine besonders auffälligen Verschiedenheiten besitzt. Es ist in seiner ganzen Ausdehnung bei sämmtlichen Wirbelthieren von dem angrenzenden äusseren Keimblatte getrennt. Eine Sonderung sieht man gleichfalls zwischen dem mittleren und dem inneren Keimblatte.

Erst nachdem sich das Centralnervensystem zu bilden begonnen hat, verliert sich im axialen Theile des Wirbelthierembryos zwischen dem äusseren und mittleren Keimblatte noch die deutliche Grenze. Auf Querschnitten vom Embryonalleibe am Schwanzende sieht man, dass die Gebilde des äusseren und mittleren Keimblattes mit einander verwachsen sind. Diese Erscheinung zeigt sich bei Embryonen vom Huhn und Säugethier zumeist am Schwanzende

jüngerer Stadien, zu einer Entwicklungszeit, wo das Nervensystem noch im Stadium der Rückenfurche zu finden ist (Fig. 255 und 256).

Die Elemente des mittleren Keimblattes erscheinen bald an in

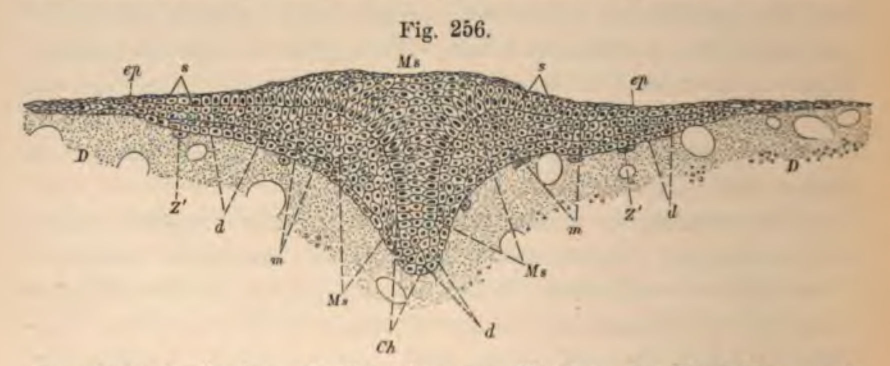
Fig. 255.



Durchschnitt durch die untere Hälfte der Keimanlage eines 22 Stunden alten Hühnerembryos. *R* Rückenfurche; *W* Medullarwulst; *h* äusseres, *M* mittleres und *D* inneres Keimblatt; *x* anhängende Dotterkugeln.

Chromsäure gehärteten Embryonen länglich oder polygonal, mit deutlichem, durch Carmin dunkler färbbarem Kerne und Kern-

Fig. 256.



Querschnitt durch einen Forellenembryo am 23. Tage der Entwicklung nach *Oellacher*. *Ms* Medullarstrang (Centralnervensystem); *ep* Hornblatt und *s* Nervenblatt des Ektoderms; *D* Dottermasse; *m* Mesoderm; *d* Ektoderm; *Ch* Chorda dorsalis.

körperchen. Die Kerne zeigen nach Härtung der Embryonen in *Flemming*'scher Lösung an verschiedenen Zellen Karyokinesen.

Das Mesoderm der Wirbelthiere enthält die Gebilde, welche sich bei sämmtlichen Formänderungen im äusseren und inneren Keimblatte betheiligen, und bei jenen Individuen, die aus dem

embryonalen Substrate hervorgegangene Eihüllen besitzen, reichen die Elemente des Mesoderms bis in diese Umhüllungen und machen den wesentlichen Theil derselben aus. Mit der Ausbildung des Mesoderms geht auch die Bildung der Körperformen vor sich und erscheint die Zunahme der Körperdimensionen der Wirbelthierembryonen gleichzeitig mit der Vermehrung der Elemente des Mesoderms, welche während der Zeit der Entwicklung geradezu durch ihre Wachsthumsverhältnisse formgebend auf die ekto- und endodermalen Anlagen und Aenderungen im Entwicklungsgange der Organe wirken.

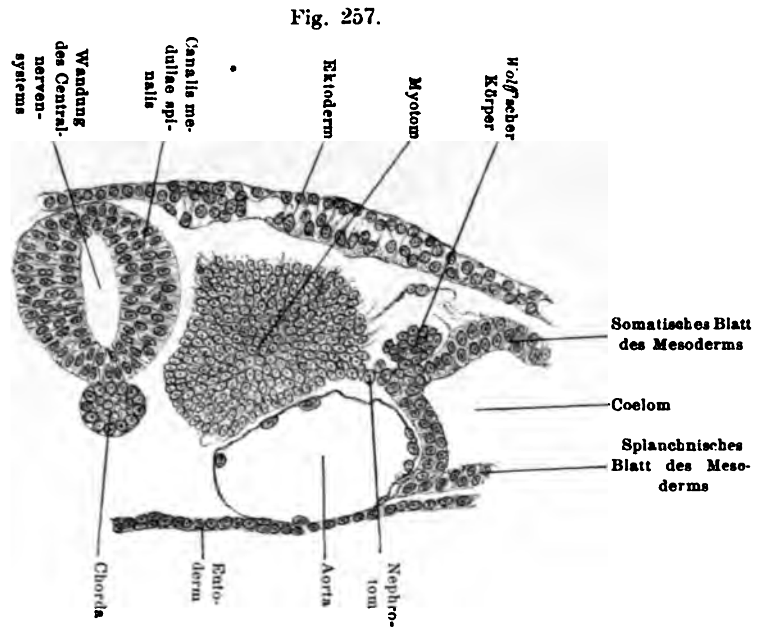
Aus dem Mesoderm gehen, wie im Verlaufe der folgenden Beschreibung sich ergibt, hervor: Die Ursegmente und die Seitenplatten des Wirbelthierembryos, ferner die quergestreiften und spindelförmigen Muskelfasern des Körpers, die Bindesubstanzen, welche bei der Betheiligung an dem Aufbaue des Thierleibes verschiedenartige Modificationen erleiden, wie das Bindegewebe, das elastische Gewebe, der Knorpel und der Knochen, weiters die lymphoiden Organe, die Wandungen der Gefässe, sämmtliche mit einem Endothel bedeckten Membranen, das Endothel der Pleuroperitonealhöhle, das Epithel des Urogenitalapparates sammt den anderen Geweben, welchen man in diesem Gebiete begegnet, bis auf die Nervengebilde. Endlich sind noch hier das äussere Epithel des Amnions, das Bindegewebe und die contractilen Elemente im Amnion, die Allantois bis auf dessen innere Endothelbedeckung und das Epithel, welches aus dem Entoderm stammt, und die Gebilde des Chorions zu erwähnen.

Ursegmente (Urwirbel).

Die Zellen des Mesoderms, welche zu beiden Seiten der Chorda liegen, bilden anfangs eine continuierliche Masse, die an beiden Seiten des Centralnervensystems vom Schwanzende bis zum Kopfende des Embryos reicht. Sie stellt uns in diesem Zustande die Ursegmentplatte dar. Ihre Grenze nach innen ist die Chorda, nach aussen die bald zu besprechenden Seitenplatten im mittleren Keimblatte. Die Urwirbelplatte zeigt in der Mitte des flach ausgebreiteten Embryos, ungefähr im Rumpftheile desselben, querliegende, weniger

durchsichtige, cubische Gebilde, welche die Ursegmente darstellen. Deren sind anfangs zwei bis drei auf jeder Seite der Chorda und des Nervensystems am ganzen Embryo sichtbar; später treten mehrere auf. Wenn die beiden Rückenwülste im äusseren Keimblatte sich zur Bildung des Nervensystems erheben, folgen ihnen die Ursegmente nicht in demselben Masse, sondern sie bleiben in ihrem früheren Niveau mit den Seitenplatten. Macht man von den Ursegmenten dieser frühen Entwicklungsperiode bei den höheren Wirbelthieren und

Fig. 257.



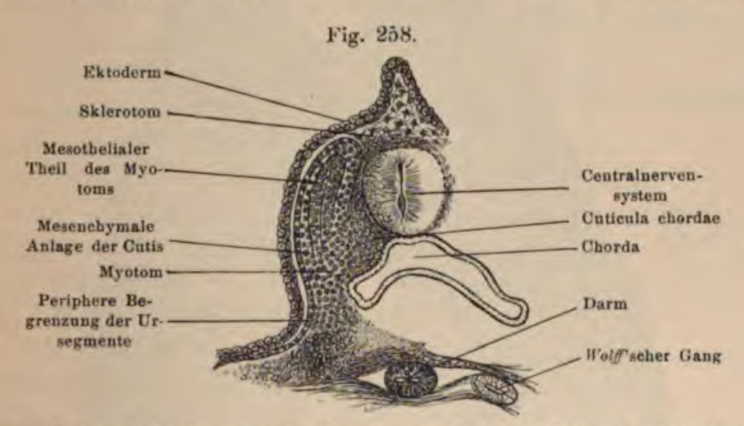
Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 20 Ursegmenten.

beim Menschen Querschnitte, so findet man in jedem Ursegmente zwei Schichten, eine periphere und eine centrale. Die Elemente des peripheren Theiles der Ursegmente sind aus höheren cylindrischen Zellen zusammengesetzt, während die in der Mitte anfangs zerstreut liegenden Zellen rundlich oder polygonal sind. Alle besitzen deutliche Kerne: an den in der Mitte liegenden Elementen sind deutliche Karyokinesen zu beobachten.

Die Ursegmente zerfallen schon in frühen Stadien in zwei Abschnitte (Fig. 257); ihre Spaltung ist schon an den jüngsten Ur-

segmenten angedeutet; der grössere, der Mitte des Körpers zugekehrte Theil des Ursegmentes führt den Namen Myotom, der kleinere, peripheriewärts gelegene Theil wird nach *Rückert* als Nephrotom (intermediäre Zellmasse oder Mittelplatte) bezeichnet. Nach *Rabl* stösst bei Selachiern der der Chorda anliegende Theil des Ursegmentes an der Stelle, wo das Nephrotom und das Myotom zusammenstossen, einen Theil der Zellen aus, wodurch die Mesenchymbildung eingeleitet wird; *Rabl* bezeichnet diesen Theil als Sklerotom (Fig. 258); an dieser Stelle befindet sich früher eine

Fig. 258.



Durchschnitt durch einen älteren Forellenembryo in der Höhe des *Wolff*'schen Ganges.

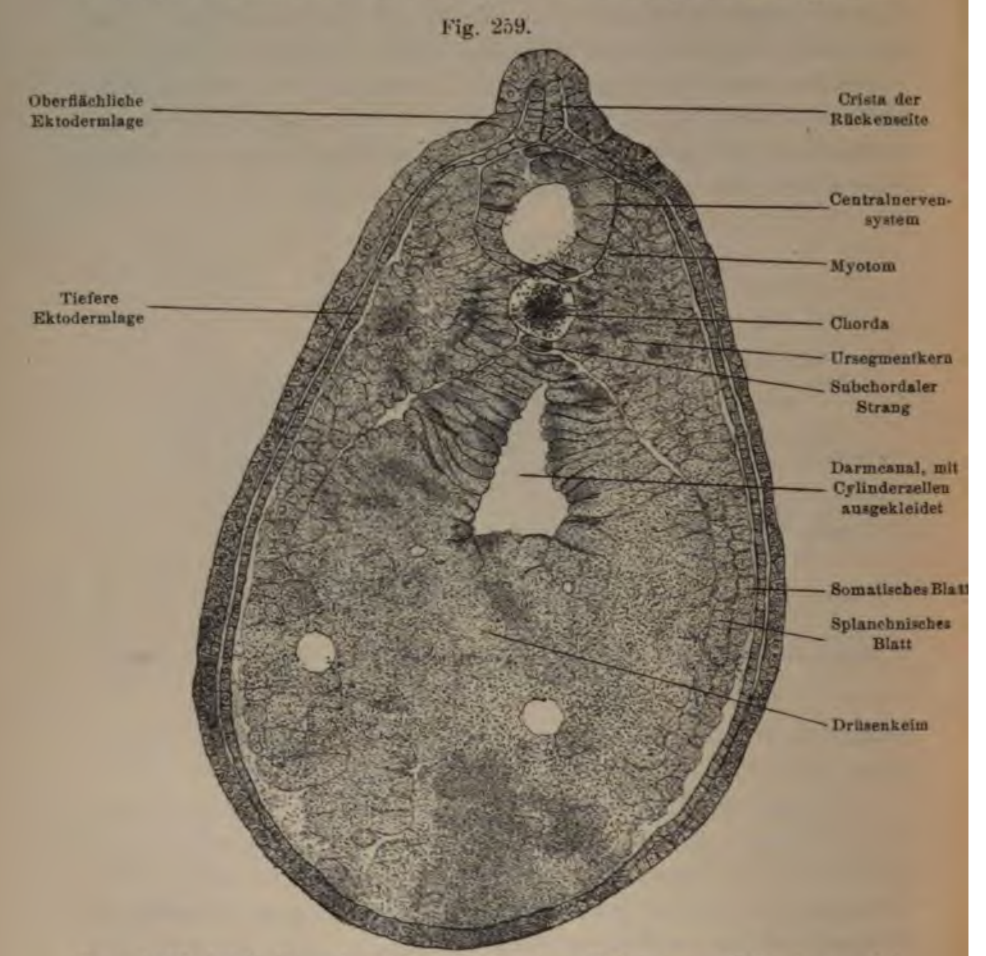
Ausstülpung der Ursegmenthöhle, welche bei Amphioxus erhalten bleibt, bei den meisten Wirbelthieren aber verschwindet.

In der centralen Schichte sind die einzelnen Elemente weniger dicht aneinanderliegend, so dass man zuweilen in der Mitte der Ursegmente die Elemente so spärlich findet, dass die Mitte heller erscheint, ja sogar am Querschnitte eine Höhle in den Ursegmenten deutlich sichtbar ist (Ursegmenthöhle).

Die Anzahl der Ursegmente vermehrt sich mit jedem Tage der Entwicklung bedeutend. Sie wurden früher als Urwirbel bezeichnet, sie haben aber mit den bleibenden Wirbeln nur so viel zu schaffen, als sie auch diesen das Bildungsmaterial liefern, jedoch überragen sie an Zahl die bleibenden Wirbel bedeutend. Die Ursegmente gehören zu jenen embryonalen Gebilden im mittleren Keimblatte, welche sich an der Bildung sämmtlicher Organe des

Wirbelthieres betheiligen. Die Elemente, welche aus dem ursprünglichen Substrate der Ursegmente durch Theilung hervorgehen, umschliessen sämmtliche Höhlen, die im Embryonalleibe gebildet

Fig. 259.



Querschnitt durch die untere Körperhälfte eines Embryos von Bufo cinereus bei Beginn der Schwanzbildung.

werden, und betheiligen sich auch an dem Zustandekommen der Eihüllen.

Es sind überhaupt keine Gebilde in der Embryonalanlage zu finden, welche sich in so hervorragendem Masse am Aufbaue des Wirbelthierleibes betheiligen, wie die Ursegmente.

Aus der Vermehrung der Ursegmentmasse ergibt sich die Vergrösserung des Embryonalleibes nach seinen verschiedenen Durchmessern. Die Ursegmentmasse, oder wie wir sie später bezeichnen werden, die Mesenchymgebilde sind somit sehr wichtige Elemente in der Embryonalentwicklung.

Der an die Ursegmente grenzende Theil des mittleren Keimblattes zeigt bald, nachdem sie als cubische Stücke erschienen sind, bei höheren Thieren eine Spaltung, welche am Rande des Embryonalleibes beginnt und allmälig bis an die Ursegmente reicht. Dadurch entstehen zwei übereinander liegende Platten, die an den Segmenten in einander übergehen und mit diesen zusammenhängen. Man sieht zu allen Perioden der Entwicklung an der Uebergangsstelle die beiden Platten dicht an den Ursegmenten liegend, so dass keine vollständige Trennung zwischen beiden nachweisbar ist.

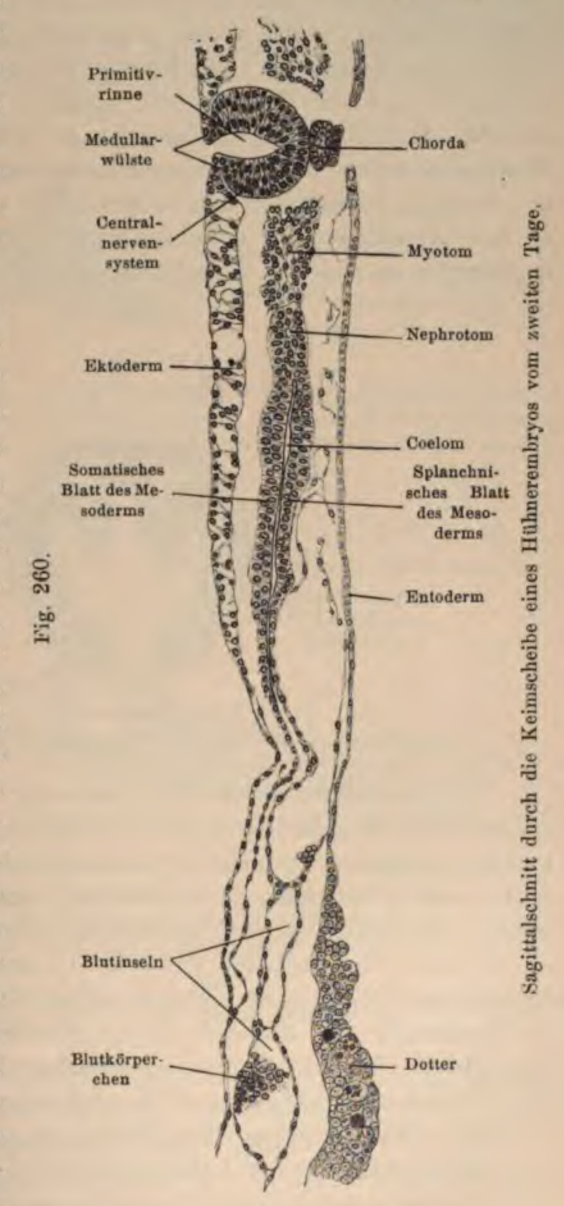
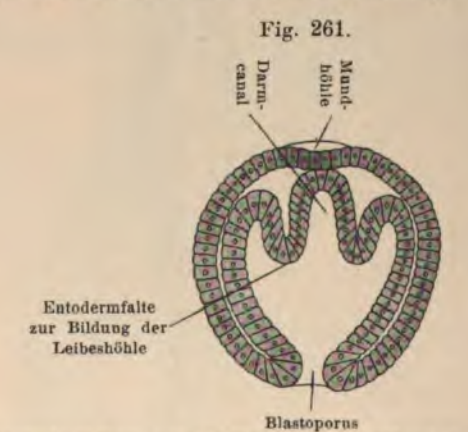


Fig. 260. Sagittalschnitt durch die Keimscheibe eines Hühnerembryos vom zweiten Tage.

Die beiden Platten wurden von *Remak* mit den Namen der Hautmuskelplatte und Darmfaserplatte belegt. Diese Blätter werden auch als parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes bezeichnet. Wir wollen das erstere Blatt als somatisches Blatt (Somatopleura), das letztere als splanchnisches Blatt (Splanchnopleura) bezeichnen (Fig. 259). Das erstere liegt dem äusseren Keimblatte an und macht bei allen Krümmungen und Biegungen, welche am Embryonalleibe wahrnehmbar sind, diejenigen des äusseren Keimblattes mit, während sich das splanchnische Blatt an dem Abschlusse des Darmcanales und den anderweitigen Veränderungen des inneren Keimblattes betheiligt.

Fig. 261.



Gastrulastadium von Sagitta (Chaetognathen), nach *Kowalewsky*.

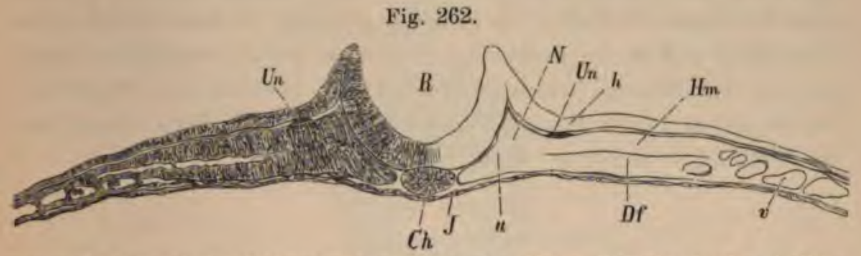
Der zu beiden Seiten der Ursegmente im peripheren Theile des mittleren Keimblattes liegende Hohlraum stellt die Anlage der anfangs getrennten paarigen Peritonealhöhle dar, deren Hälften durch weitere Entwicklungsvorgänge mit einander in Communication treten. Der Hohlraum wird gegenwärtig allgemein die Leibeshöhle, das Coelom oder auch die Pleuroperitonealhöhle genannt. Die Pleuroperitonealhöhle erstreckt sich bei den Säugethieren und Vögeln im Rumpftheile des Embryos bis zur Grenze des Embryonalleibes (Fig. 260) und nach *Balfour, van Wijhe, Dohrn* gegen den Kopf hin, in welchem eine Reihe modificierter Segmente (Kopfsegmente) von noch nicht sichergestellter Zahl angelegt ist.

Die Entstehung der Leibeshöhle wird, wie wir wissen, durch die Formveränderungen des primären inneren Keimblattes (Entoderm)

bedingt und zeigt sich weit im Thierreiche verbreitet. Alle jene Individuen, welche eine Leibeshöhle besitzen, führen den Namen der Coelomaten.

Bei einigen Coelomaten ist die Leibeshöhle vom Anfange an als ein grösserer Hohlraum (Fig. 261) angelegt (Enterocoelier),

Fig. 262.



Querschnitt durch den Hühnerembryo vom zweiten Tage. *R* Rückenfurche; *h* Ektoderm; *Hm* somatisches Blatt des Mesoderms; *Ch* Chorda und Ursegmentmasse; *Df* splanchnisches Blatt des mittleren Keimblattes; *J* Entoderm; *v* Bluträume in der Area pellucida.

bei anderen liegen, durch die gegebenen localen Verhältnisse im Embryonalleibe bedingt, die die Leibeshöhle begrenzenden Lamellen

Fig. 263.



Durchschnitt der Embryonalanlage durch die Mitte eines Hühnerembryos vom zweiten Tage. *R* Rückenfurche; *Ch* Chorda dorsalis; *u* Myotom; *Ao* Aorta; *h* Ektoderm; *M* mittleres Keimblatt; *Hm* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *D* Entoderm; *x* äussere Grenze des Entoderms; *p* Pleuroperitonealhöhle; *v* Bluträume.

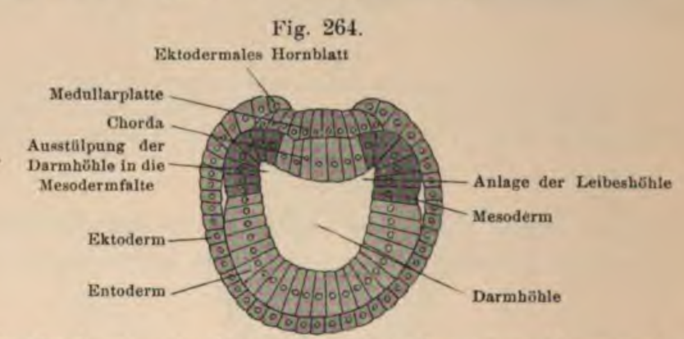
dicht aneinander und weichen erst später (Fig. 262) auseinander (Schizocoelier).

Durch das Einstülpen der Körperoberfläche kann nach *Huxley* eine dritte Form des Coeloms (Epicoel) entstehen, wofür der Perithoracalraum der Tunicaten ein Beispiel gibt.

Die Auskleidung der Pleuroperitonealhöhle wird von der parietalen und visceralen Lamelle gebildet (Fig. 263).

Die Elemente dieser beiden Platten bilden das erste Epithel der embryonalen Peritonealhöhle, welches anfangs cylindrisch ist, später mehr cubisch wird und endlich ganz abgeplattet erscheint. Nur an der Uebergangsstelle der Lamellen ineinander bleibt es als Cylinderepithelium, welches von *Waldeyer* mit dem Namen des Keimepithels bezeichnet wird, erhalten. Aus diesem Epithel werden nach *Waldeyer* die Eichen im Embryo gebildet, so dass die künftige Generation schon im weiblichen Embryonalleibe vorgebildet wird, und bei den Thieren, welche lebende Junge gebären, die Mutter die ihr folgenden beiden Generationen (die eine als Embryo, die andere als Eichen des Embryos) in ihrem Leibe trägt.

Fig. 264.



Querschnitt durch einen Amphioxusembryo (mit dem ersten Ursegmente), nach *B. Hatschek.*

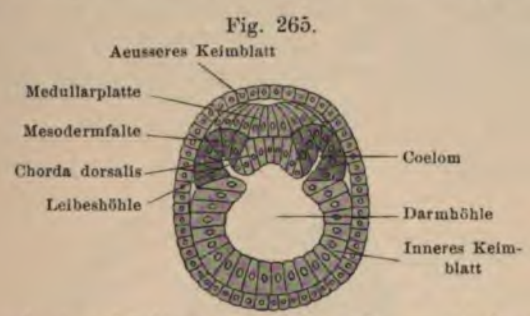
Nachdem wir nun aus diesen beiden besprochenen Lamellen nur das Epithel des Peritoneums und das Keimepithel hervorgehen lassen, so können wir von den bisher bekannten Anlagen im äusseren, mittleren und inneren Keimblatte aussagen, dass sie sämmtlich nur zu Epithel- oder Nervengewebe werden, mit Ausnahme der Chorda dorsalis und der Ursegmente, welch letztere das Grundmaterial für die übrigen Gewebe des Wirbelthierkörpers geben.

Bildung der Ursegmente und der Leibeshöhle.

Im Gebiete des mittleren Keimblattes sind, wie wir oben erwähnten, die Ursegmente, das Coelom und die Seitenplatten zu unterscheiden. Wenn man sich über die Bildung derselben orientieren will, so ist es am besten, den Untersuchungen von *Hatschek* und *Kowalewsky* über die Entwicklung des Amphioxus zu folgen.

In dem Stadium, in dem beim Amphioxus die Ursegmente auftreten, verlässt das Thier seine Eihülle und bewegt sich mit Hilfe von Geisseln frei; anfangs führt es eine pelagische Lebensweise, später aber liegt es vergraben in senkrechter Stellung, so dass nur das vorderste Kopfende aus dem Sande hervorreicht (*Willey*).

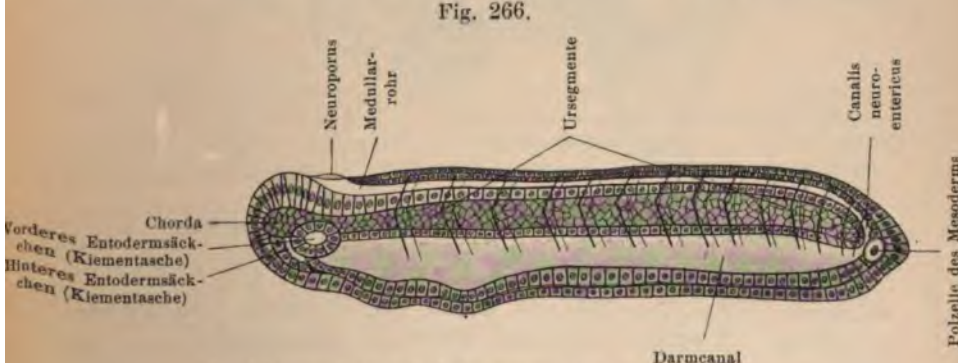
Fig. 265.



Querschnitt durch einen Amphioxusembryo (mit 4 Ursegmenten), nach *B. Hatschek*.

Aus der Anlage des Mesoderms, die in Form von Mesodermfalten (*Hatschek*) seitlich vom Darmcanale auftritt (Fig. 264), ent-

Fig. 266.

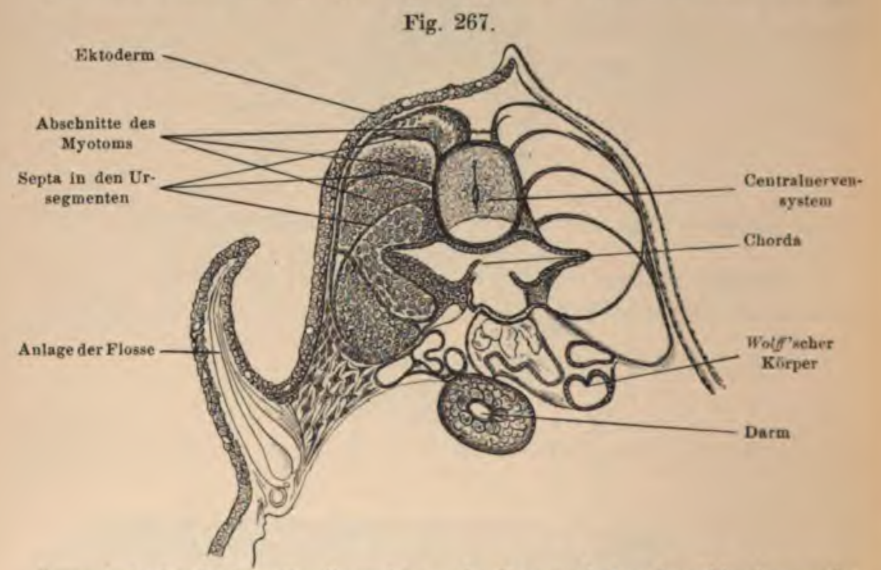


Amphioxusembryo mit 13 Ursegmenten, nach *Hatschek*.

wickeln sich die Ursegmente und das Coelom. Das Coelom communiciert anfangs mit der Darmhöhle (Fig. 265). Schon in einem ziemlich frühen Stadium (bei acht Ursegmenten) zeigt sich eine Asymmetrie, durch welche die künftige Gestaltung des Körpers beeinflusst ist, indem die dorsalen Stücke der Mesodermfalten, aus denen sich die Ursegmente entwickeln, auf der rechten Körperseite weiter nach hinten liegen als auf der linken Seite. Die Mesoderm-

falten sollen nach *Hatschek* mit den Polzellen des Mesoderms abschliessen (Fig. 266). Aus dem Mesoderm bildet sich eine Anzahl von Säckchen, welche hinter einander liegen und sich allmälig abschnüren; diese Säckchen stellen die hinter einander gelegenen Ursegmente vor. Jedes Ursegment zeigt einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt. Der dorsale Abschnitt ist das eigentliche Ursegment, während sich der ventrale Abschnitt zum Coelom umgestaltet. Das Coelom ist anfangs wie die ganze Reihe der Ur-

Fig. 267.



Querschnitt durch einen Forellenembryo, zehn Tage nach dem Ausschlüpfen aus der Eischale.

segmente (Ursegmentplatte) durch Scheidewände in Abschnitte zergliedert. Nachdem diese Scheidewände geschwunden sind, tritt zu beiden Seiten der Darmhöhle ein Hohlraum auf, der dem Coelom entspricht. Die Zellen, welche diesen Hohlraum begrenzen, bilden die beiden Seitenplatten und in Anbetracht ihrer späteren Bestimmung das Mesothel.

Bei den übrigen Wirbelthieren beobachtet man zu beiden Seiten des Nervensystems die Zellen des mittleren Keimblattes in Form einer Ursegmentplatte, welche direct in die seitlich angeordnete Fortsetzung von Zellen übergeht. Nun tritt in der Ursegmentplatte die Segmentation auf, indem sich zunächst einzelne

Segmente bilden, welche zuerst im Gebiete des vorderen Abschnittes des Mitteldarmes auftreten und allmälig gegen das Schwanzende an Zahl zunehmen. Dabei scheidet sich das Ursegment von dem seitlichen, mehr ventralwärts ziehenden Abschnitte des mittleren Keimblattes. Somit ist ein Theil des mittleren Keimblattes segmentiert, der periphere Theil aber ist ungegliedert und wird zur Leibeshöhle. Die Zellen, welche die Leibeshöhle begrenzen, stellen uns das parietale und das viscerale Blatt dar. Gegen das Schwanzende nimmt die Zahl der Ursegmente zu, gegen das Kopfende hin erscheinen die einzelnen Segmente grösser, so dass die Segmentation allmälig aufhört; man kann daher bei den Wirbelthieren Kopfsegmente und Rumpfsegmente unterscheiden. Die Kopfsegmente scheinen mit einzelnen Abschnitten des Gehirns zusammenzuhängen; *Froriep* hat die einzelnen Mesodermabschnitte im Kopftheil mit dem Ursprunge von Nervenwurzeln in Zusammenhang gebracht. Auch innerhalb der einzelnen Ursegmente treten Septierungen (Fig. 267) auf, welche von der Peripherie gegen die Chorda hinziehen (*Ehrlich* und *Schenk*).

Fig. 268.

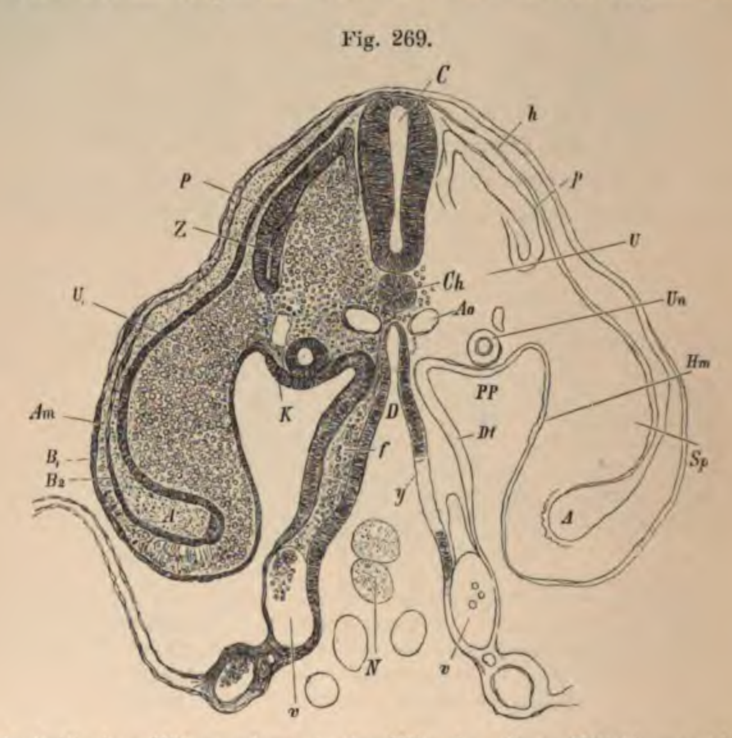


Durchschnitt durch den Embryo eines Huhnes in der Höhe des Vorderdarmes (zweiter Tag der Bebrütung). *C* Centralnervensystem, im Abschliessen begriffen; *h* Ektoderm; *N* Mesenchymgewebe um das Centralnervensystem; *N,* Mesenchymgewebe um die Chorda; *N,,* Mesenchymgewebe in der Umgebung des Vorderdarmes; *Ch* Chorda dorsalis; *vD* Vorderdarm.

Am Kopfe des Wirbelthierembryos besteht nach *Dohrn* eine grössere Anzahl von Segmenten. *Killian* und *Dohrn* geben für Torpedo eine Zahl von etwa 17—18 Segmenten an; sie unterscheiden eine Oralzone, eine Mandibularzone, eine sogenannte Spritzlochzone, welche dem Zwischenraume zwischen dem ersten und dem zweiten Kiemenbogen entspricht, eine Hyoidzone, eine Glosso-

pharyngealzone und eine Occipitalzone. Auf diese Strecken vertheilen sich die einzelnen Kopfsegmente. In späteren Entwicklungsstadien beobachtete *van Wijhe* nur neun Segmente. Nach *Houssay* befinden sich am Kopfe des Axolotls mindestens elf Segmente.

Fig. 269.



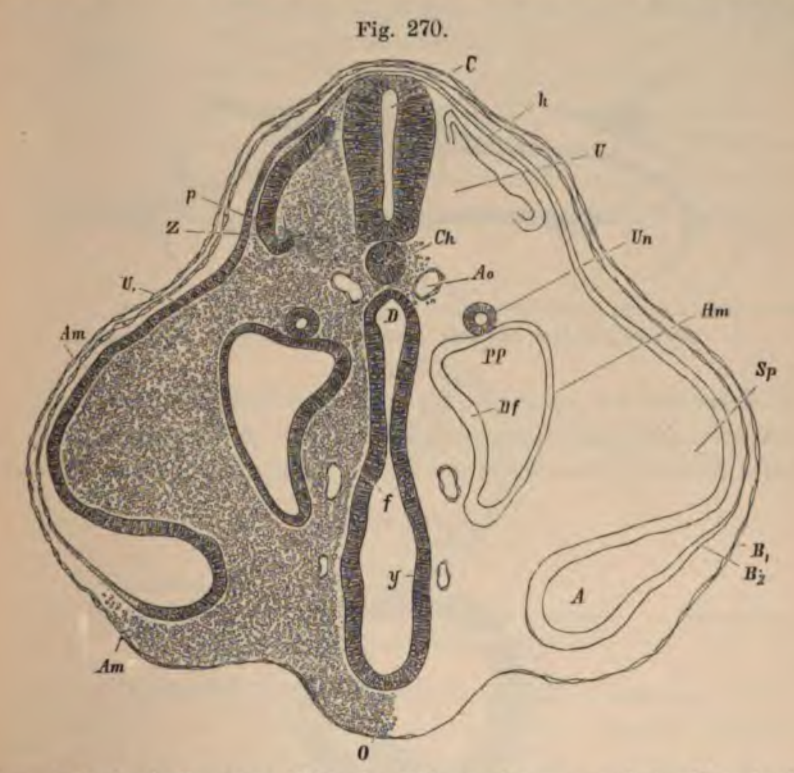
Durchschnitt eines Hühnerembryos in der Höhe des offenen Mitteldarmes (Anfang des vierten Bebrütungstages). *C* Centralnervensystem; *h* Hornblatt; *U* Ursegmentmasse; *U,* Mesenchymgebilde, die zwischen das äussere Keimblatt und die Somatopleura vorgerückt sind; *P* peripherer und *Z* centraler Theil der Ursegmente; *Un* Urnierengang; *Ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *Hm* Somatopleura; *Sp* Seitenplatte; *A* Amnioshöhle; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Df* Splanchnopleura; *v* Vasa omphalomesaraica; *D* Darm, der in Communication mit der Dotterhöhle steht; *N* offener Nabel, Ductus omphalo-mesaraicus; *f* Darmplatte; B_1 äussere Epithelschichte und B_2 innere Epithelschichte des Amnion; *Am* Amnion.

Bei den ausgebildeten Ursegmenten werden die Zellen höher cylindrisch und ordnen sich in einer radiären Richtung an. In der Mitte der Ursegmente hält sich durch längere Zeit eine Höhlung; an manchen Stellen stehen die Elemente rareficiert und sind von den umgebenden Elementen wesentlich verschieden; sie sind mehr

rundlich, mit deutlichem, manchmal karyokinetische Figuren zeigendem Kerne und schwach gekörntem Protoplasma.

Die Ursegmente der höheren Wirbelthiere bilden das Substrat für die Bindesubstanzen, welche direct aus den das Enterocoel bil-

Fig. 270.

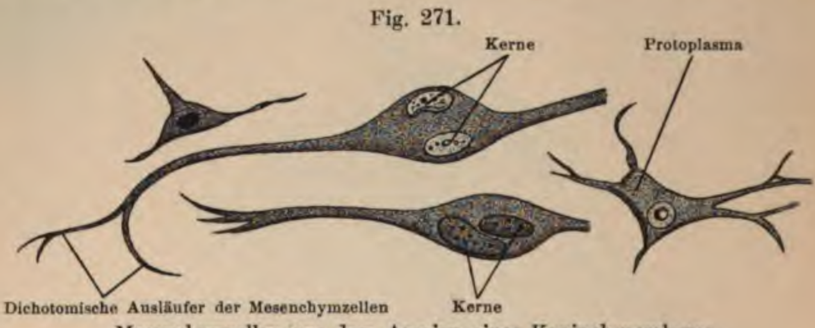


Querschnitt durch die untere Hälfte des Hühnerembryos vom vierten Tage in der Schwanzgegend. *C* Centralnervensystem; *h* Hornblatt; *U* Mesenchymmasse zu beiden Seiten des Nervensystems; $U_{,}$ Mesenchymgebilde in der Seitenplatte, die sich zwischen die Epithelschichten (B_1 B_2) des Amnion fortsetzen; *Ch* Chorda; *Ao* Aorta; *Un* Urnierengang; *D* Darm; *Hm* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *Sp* Seitenplatte; *f* Darmplatte; *y* Entoderm; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *A* Amnioshöhle; *Am* Amnion; *O* abgeschlossene Leibeswand; *p* peripherer Theil der Ursegmente; *Z* centraler Theil der Ursegmente; B_1 äusseres Blatt des Amnion; B_2 inneres Blatt des Amnion.

denden Zellen hervorgehen, aber sich ursprünglich aus dem Entoderm entwickelten. Mit der Zunahme der Masse schieben sich die Ursegmente zwischen die ursprünglich angelegten Zellenlagen des Embryos hinein; sie umwallen das Nervenrohr und die Chorda,

umgeben die den Darmcanal auskleidenden Entodermelemente und setzen sich zwischen das Entoderm und das splanchnische Blatt hinein fort (Fig. 268); andererseits erstrecken sich die Elemente, welche aus den Ursegmenten hervorgegangen sind, zwischen das

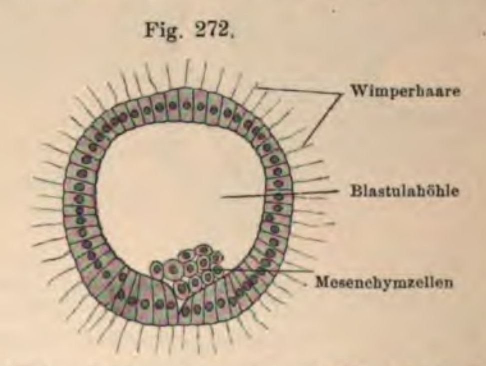
Fig. 271.



Mesenchymzellen aus dem Amnion eines Kaninchenembryos.

Ektoderm und das somatische Blatt; die zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatte liegenden Elemente betheiligen sich an dem Aufbau der Darmwand und der Darmdrüsen; die dem Ektoderm

Fig. 272.



Beginn der Mesenchymbildung bei Strongylocentrotus lividus (Echinodermen), nach *Selenka*.

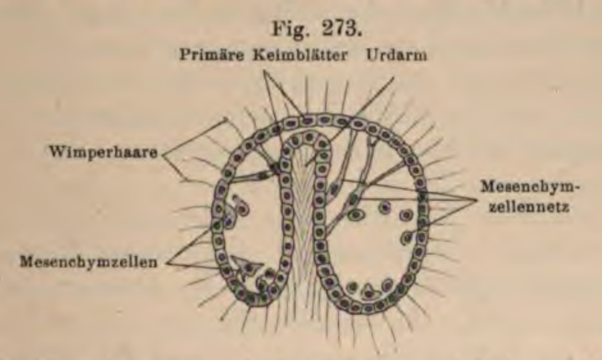
anliegenden Zellen bilden die Hautplatte, aus der die Cutis und das Fettgewebe in der Haut hervorgeht (Fig. 269 und 270). Die Mesenchymzellen zeigen einen oder zwei grössere Kerne mit deutlichem Kerngerüste und einigen Kernkörperchen; das Protoplasma der Zelle sendet Fortsätze aus, welche häufig eine ziemlich bedeutende Länge erreichen und mit den Fortsätzen der benachbarten Zellen ein Netz-

werk bilden; nicht selten sind die Fortsätze dichotomisch getheilt (Fig. 271).

Sämmtliche Bindesubstanzen im Thierleibe, sowohl beim Menschen als auch bei den übrigen Wirbelthieren, gehen somit aus den von den Ursegmenten abstammenden Zellen hervor; diese Zellen ändern ihre Form und werden zu jenen Zellen, die wir schon im Jahre 1868 als die **Keime der Bindesubstanzen** bezeichneten und die gegenwärtig als Elemente des **Mesenchyms** angeführt werden.

Das Studium des Mesenchyms ist auch bei den Wirbellosen in letzter Zeit in Angriff genommen worden. Bei Coelenteraten und Echinodermen fand man, dass zwischen den ursprünglich angelegten

Fig. 273.



Bildung des Mesenchymnetzes zwischen Ektoderm und Urdarm bei Toxopneustes brevispinosus (Echinodermen), nach *Selenka*.

zwei Keimblättern zur Zeit der Gastrulation Zellen auftreten, welche den Charakter der Epithelzellen verlieren; sie erhalten Fortsätze und füllen den Hohlraum zwischen den beiden primären Keimblättern in Form einer gallertigen Masse aus; diese gallertige Masse soll aus dem unteren Keimblatte (Entoderm) durch Vermehrung der Epithelzellen hervorgehen; die Epithelzellen geben Stücke ab, welche nicht mehr die volle physiologische Dignität der Mutterzellen besitzen, also sich nicht mehr zur Epithelzelle umgestalten, wenn sie sich von der Mutterzelle getrennt haben. Die Differenz gegenüber der Mutterzelle zeigt sich sowohl in Rücksicht auf ihre Form als auch in Rücksicht auf die Gewebsformation, welche aus ihnen entsteht (*Hatschek, Hertwig, Rabl, Rückert, Schwink, van Wijhe, Ziegler*).

Diese gallertige Zwischenschichte von Zellen wird als **Mesenchym** bezeichnet. Bei den Echinodermen tritt das Mesenchym

schon im Blastulastadium (Fig. 272) auf und betheiligt sich während des Gastrulastadiums an der Verbindung des Ektoderms mit dem eingestülpten Entoderm (Fig. 273). Wenn sich die seitlichen Coelomausstülpungen aus dem Entoderm bilden, so sind die Mesenchymzellen so weit entwickelt, dass sie mittelst ihrer Ausläufer mit den Ausläufern anderer Zellen in Verbindung stehen. Die Mesenchymzellen treten nach meinen Beobachtungen an wirbellosen Thieren nicht nur vom entodermalen, sondern auch vom ektodermalen Abschnitte der Gastrula auf. Von der ganzen inneren Oberfläche des Zellenlagers scheint im Blastulastadium das Mesenchym auszugehen; auch die ektodermalen Elemente sind im Stande, als Grundlage für die neu zu bildenden Mesenchymzellen zu dienen. Auf diese Weise lässt sich die Entstehung des **Ascidienmantels** aus dem Ektoderm erklären. Nach Angabe einiger sind die Zellen, aus denen sich der Mantel bildet, als Mesenchymzellen aufzufassen, welche durch die Schichte der ektodermalen Elemente durchwandern und so auf die Oberfläche gelangen.

Die Hautgebilde der Arthropoden, welche sich an der äusseren und an der inneren Oberfläche der ektodermalen Elemente vorfinden, können gleichfalls nur Producte des Ektoderms sein; dies spricht dafür, dass die ektodermalen Elemente sich nicht blos an der Bildung des Mesenchyms, sondern auch an der Bildung eigenartiger Formationen an der Oberfläche der Haut betheiligen.

Bei den Wirbelthieren ist die Oberfläche, aus welcher das Substrat der Bindesubstanzen entsteht, im Gastrula- und Blastrulastadium noch nicht zu finden, sondern es tritt erst später auf, bis sich neben den beiden primären Keimblättern die Mesodermanlagen gebildet und die Ursegmente sammt der somatischen Pleura und der Splanchnopleura angelegt haben.

Nach *Rabl* soll die ganze Oberfläche der Ursegmente bis auf das Stück, welches von ihm den Namen der **Muskelplatte** erhalten hat, ferner die somatische Pleura und die Splanchnopleura Elemente abgeben, welche den Bindesubstanzen als das erste Bildungsmateriale dienen sollen.

Bei den Teleostiern zeigen im Verlaufe der Entwicklung die einmal angelegten Zellplatten, die das Coelom begrenzen, keine weiteren Veränderungen, welche auf eine Abschnürung von Bindegewebszellen deuten, so dass hier nur die Ursegmente das Grund-

materiale für die Bindesubstanzen geben (*Schenk*). Aehnliche Beobachtungen wurden an den Embryonen der Batrachier, Vögel und Säugethiere, ja sogar an frühen Stadien von menschlichen Embryonen gemacht (*Schenk*); es lässt sich daraus der Schluss ziehen, dass vorwiegend die Ursegmente das Materiale für die Bildung der Bindesubstanzen abgeben, indem sich einzelne von den ursprünglichen die Ursegmente bildenden Zellen loslösen, sich stark vermehren und als Mesenchymzellen zur Grundlage für die Bindesubstanzen werden.

An Säugethiereiern im Blastula- und Gastrulastadium habe ich die Mesenchymbildung nicht in einer solchen Weise gesehen, wie dies an Echinodermen der Fall ist; auch sprechen die Zeichnungen anderer Forscher dafür, dass sich bei dem Wirbelthierei das Mesenchym nicht in derselben Weise bilde wie bei den Wirbellosen. Da aber mit Rücksicht auf die erste Entstehungsweise auch bei den Wirbelthieren die Ursegmente entodermalen Ursprunges sind, so scheint auch hier dem Mesenchym ein ursprünglich entodermaler Charakter zuzukommen.

An Querschnitten junger menschlicher Embryonen kann man beobachten, dass sich die Elemente des Ursegmentkernes zwischen die ursprünglich angelegten Höhlungen hinein erstrecken, und dass sich demnach die Mesenchymelemente dem Befunde bei höheren Wirbelthieren ähnlich verhalten.

Anlage des Urogenitalsystems.

Aus jenem Abschnitte des Coeloms, in dem das splanchnische Blatt in das somatische Blatt übergeht, entwickelt sich das Urogenitalsystem, welches also mesodermalen Ursprungs ist. Dabei ist gleich von Anfang an hervorzuheben, dass aus der Coelombucht das Epithel für die Gebilde des Urogenitaltractes hervorgeht, während die anderweitigen Gewebe aus dem Mesenchym stammen und die Gefässe aus den Anlagen des Gefässsystems hinzutreten. Bei allen Wirbelthieren erscheint die erste Anlage des Urogenitalsystems als ein sehr primitiver Harnapparat, die Vorniere (Pronephros, *Balfour*). Der secernierende Theil der Vorniere erhält sich nur durch kurze Zeit, der Ausführungsgang (Vornierengang) bleibt bei einigen Thieren während der Entwicklung längere Zeit bestehen und erscheint als einfacher Gang, welcher später zum Ausführungsgang eines zweiten harnabsondernden Organes wird. Dieses zweite, sich später entwickelnde Secretionsorgan ist die Urniere (Mesonephros, *Balfour*) und wird bei gewissen Thieren, wie bei den Amphibien und Fischen, zum bleibenden Harnorgane. Bei diesen Thieren zeigen sich also zwei Stadien in der Anlage des Urogenitalsystems, das Stadium der Vorniere und das Stadium der Urniere. Die Reptilien, Vögel und Säugethiere machen gleichfalls während des Entwicklungslebens das Vornieren- und Urnierenstadium durch, jedoch für die bleibende Ausscheidung der Bestandtheile des Harns aus dem Körper wird bei diesen höheren Wirbelthieren und beim Menschen ein drittes Secretionsorgan gebildet, welches das bleibende Harnorgan, die Niere (Metanephros) darstellt.

Bei den Amnioten erfolgt die Rückbildung der ganzen Vorniere und eines Theiles der Urniere. Der Rest der Urniere, der bei der

Involution zurückgeblieben ist, verändert seine Function; das früher harnbereitende Organ wird zu einem Theil des Geschlechtsapparates, theils als eigenes Organ, theils als functionsloses Gebilde am Genitale des Mannes; beim Weibe persistiert der Ausführungsgang der Urniere als *Gartner*'scher Canal.

In dem Gebiete des mittleren Keimblattes, an der Uebergangsstelle zwischen den Ursegmenten und dem somatischen Blatte, erhebt sich eine Zellenlage, bei Hühnerembryonen ungefähr in der 30. bis 40. Brütstunde; diese Zellenlage ist anfangs solid und stellt sich in der Längsrichtung von vorne nach hinten als ein Strang dar, der später hohl wird, bald gegen den Darmcanal zieht und bei Hühnerembryonen mit 34 Segmenten in offene Verbindung mit dem Enddarm tritt. Bei Säugethierembryonen findet man nach den Untersuchungen von *Hensen, Renson* und Graf *Spee* einen ähnlichen Entwicklungsmodus wie bei den Hühnern. Die Angaben von *Hensen* und *Spee* gehen dahin, dass dieser Strang aus dem Ektoderm hervorgehe; nach *Spee* findet man bei Meerschweinchenembryonen die erste Entwicklung des Ganges im Alter von 16 Tagen. *Mihalkovics* findet bei 3—4 *cm* langen Embryonen der Lacerta agilis den Gang auf dem Querschnitt von cubischen Zellen begrenzt. Bei den Amphibien legt sich die Vorniere gleichfalls an der Uebergangsstelle zwischen den Ursegmenten und dem splanchnischen Blatte an; es entstehen einzelne Wucherungen von Zellen in segmentaler Anordnung, die sich mit einander verbinden und so einen Längscanal herstellen. Dieser Canal zieht unterhalb der ektodermalen Oberfläche von vorne nach hinten gegen die Cloake (Vornierengang). Bei den Selachiern wird die Vorniere in der Höhe des 3. bis 4. Segmentes ebenfalls in segmentaler Anordnung angelegt.

Nach *Balfour, Goette, Gasser, Mihalkovics, Sedgwick* u. A. zeigen sich bei verschiedenen Thieren an dem Vornierengange mehrere seitliche Trichter, welche gegen die Peritonealhöhle münden und einen Wimperbesatz besitzen (Wimpertrichter, Nephrostome, Segmentaltrichter). Gegen die seitlichen Schläuche der Vorniere ziehen Gefässe, welche sich ähnlich den *Malpighi*'schen Körperchen anordnen; bei jenen Thieren, bei welchen dieses Organ längere Zeit die Excretion besorgt, sind die Gefässknäuel stärker ausgebildet; bei den anderen aber ist ein schwächeres Gefäss vorhanden, oder es sind nur einige Mesenchymzellen angelegt.

Bei den Selachiern findet man zuweilen, dass der gegen das Schwanzende liegende Theil des Vornierenganges, welcher jüngeren Datums ist als der kopfwärts liegende Theil, weil sich der Gang allmälig von vorne nach hinten entwickelt, als Zellenstrang dem Ektoderm anliegt und so gleichsam als Verdickung des Ektoderms erscheint. Doch dürfte es sich nur um eine vorübergehende Aneinanderlagerung handeln, da der Gang aus dem äusseren Keimblatte kein Material bezieht.

Renson deutet die Vorniere als ein der Urniere homologes Organ. Das Epithel stammt bei beiden aus dem Epithel des Coeloms und auch die Gefässknäuel gehen bei beiden aus dem gleichen Zellmateriale hervor. *Renson* nimmt deshalb an, dass die Vorniere und die Urniere verschiedene Entwicklungsstadien desselben Ahnenorganes seien.

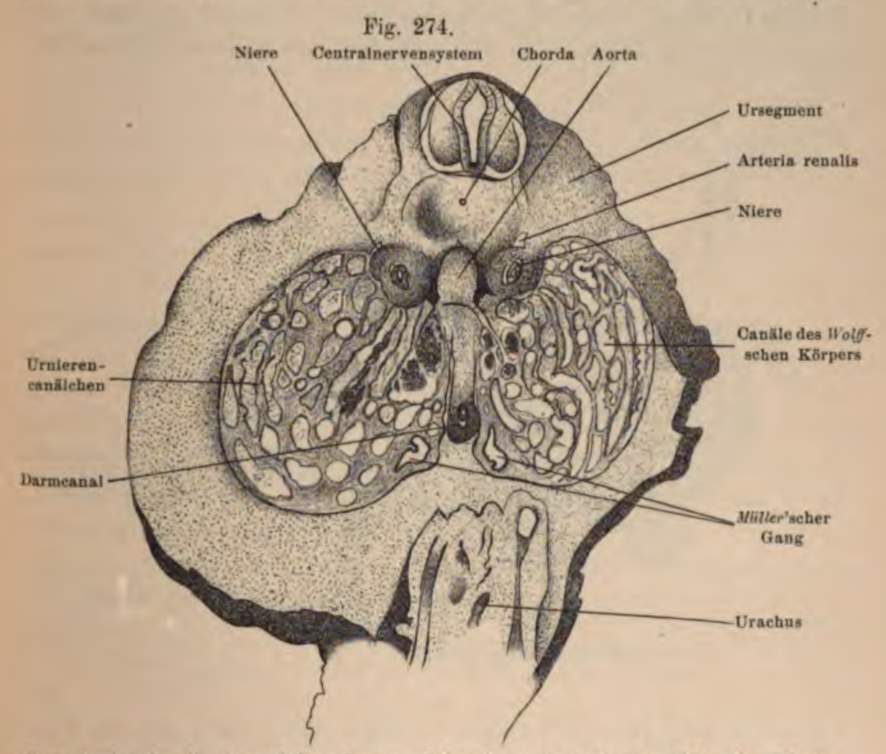
Mihalkovics dagegen weist darauf hin, dass die Urnierencanälchen niemals frei in das Coelom einmünden, wie dies für die Vornierencanälchen charakteristisch ist, wenn auch bei beiden Organen das Substrat für die erste Entwicklung aus denselben Zellen der Embryonalanlagen stammt; Vorniere und Urniere sind sowohl durch die verschiedene Zeit ihres Auftretens und ihrer Function, als auch durch ihr verschiedenes Verhalten bei den einzelnen Thierclassen als zwei von einander zu trennende Organe anzusehen. Die Vorniere ist ein Gebilde, das in erster Linie den Zwecken der Excretion dient; es bleibt nur der Gang zurück, der während der Function der Vorniere als Vornierengang dient und nach Rückbildung der Segmentaltrichter zum Urnierengang wird. Bei den Fischen, Amphibien und einigen niederen Amnioten bleibt die Vorniere durch kurze Zeit als Excretionsorgan bestehen. Dies bezieht sich aber nicht auf den Gang der Vorniere, da er mit dem Urnierensystem in inniger Beziehung steht. Ein wesentlicher Unterschied zwischen Urniere und Vorniere liegt darin, dass der Vornierengang in die Peritonealhöhle mündet, während der Urnierengang nach oben hin blind endigt.

Das Urnierensystem (*Wolff*'sches Organ) besteht aus einem Ausführungsgange (*Wolff*'scher Gang, Urnierengang), der zu beiden Seiten der Wirbelsäule gegen die Cloake zieht, und aus einem aus kleinen Canälchen (*Wolff*'sche Canälchen, Urnierencanälchen) zusammengesetzten Körper (*Wolff*'scher Körper,

Urniere, *Oken*'sche Niere), der gleichfalls paarig zu beiden Seiten der Wirbelsäule liegt (Fig. 274).

Der *Wolff*'sche Körper ist auch mit Gefässen versehen, welche Knäuel bilden, die den *Malpighi*'schen Körperchen der bleibenden Niere ähnlich sind. Untersuchungen über die Bildung der Urniere

Fig. 274.



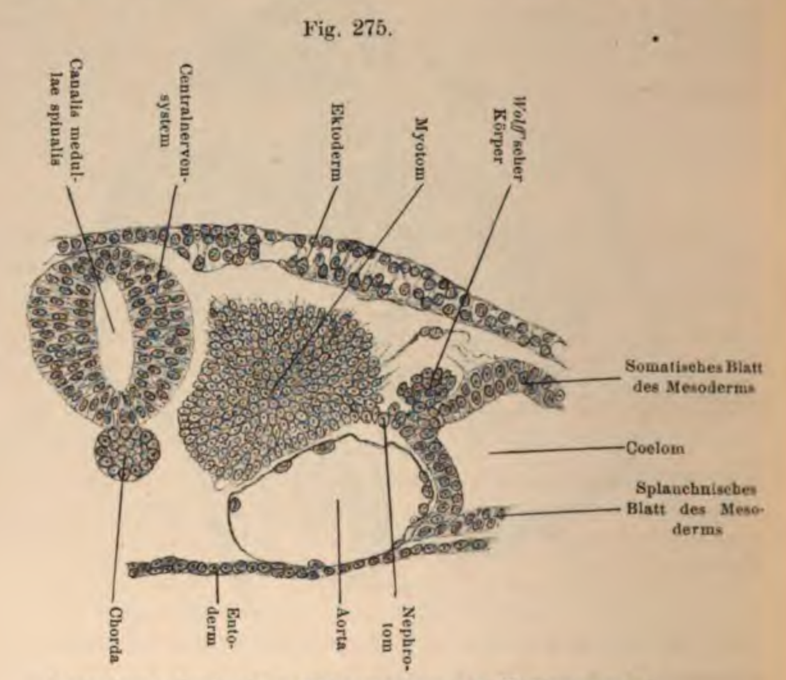
Querschnitt durch einen 1·1 *cm* langen Schweinsembryo in der Nähe der Nierenanlage.

liegen uns von mehreren Forschern aus älterer und aus jüngerer Zeit vor; zu den älteren Arbeiten gehören die von *Wolff, Oken, E. H. Weber, Meckel, Baer, J. Müller, Valentin* und *Remak*, zu den neueren Arbeiten gehören die von *Balfour, Bornhaupt, Goette, Oellacher, Rosenberg, Schenk, Waldeyer, Kölliker, Renson, Kollmann, Egli, Fürbringer, Siemerling, Sedwick, Mihalkovics, Wiedersheim* etc.

Romiti's Untersuchungen über die erste Anlage des *Wolff*'schen Ganges ergaben das Resultat, dass dieser Gang eine Ausstülpung eines Theiles des Coeloms sei.

Nach diesen Untersuchungen ist die Urniere ein Product des Mesoderms; die epithelialen Gebilde der Canälchen entstehen aus den Zellen an der Uebergangsstelle des somatischen Blattes in das splanchnische Blatt (Fig. 275), die Gefässe ziehen als Seitenäste von den Aorten zwischen die Canälchen des *Wolff*'schen Körpers hinein und die übrigen Gewebe, welche in demselben zum Vorschein kommen, sind Producte jenes Theiles des Mesenchyms, der aus dem Kerne der

Fig. 275.



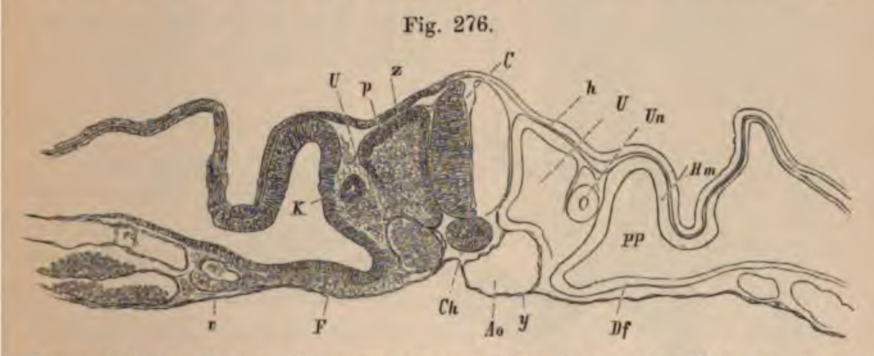
Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 20 Ursegmenten.

Ursegmente stammt und sich um die Chorda dorsalis und die Aorten herumlegt.

Die Urniere zeigt nach ihrer ersten Anlage eine wesentliche Differenzierung gegenüber allen anderen Drüsen des Körpers. Während wir im Allgemeinen finden, dass die Enchymzellen, die Drüsenzellen und die epithelialen Gebilde des Ausführungsganges aus einer gemeinschaftlichen, zelligen Grundlage im Embryo entstehen, so sehen wir, dass in der Urniere die Anlage des Ausführungsganges und die Anlage der Canälchen von einander getrennt sind.

Bei den Wirbelthieren zeigen sich an jener Stelle des Coeloms, von der wir wiederholt hervorgehoben haben, dass sie der Genitalsphäre angehören, kleine Vertiefungen, welche sich zu Canälchen abschnüren und mit der Anlage des Urnierensystems in Verbindung treten. Diese Canälchen sind kurz, krümmen sich **S**-förmig und münden als Urnierencanälchen in den *Wolff*'schen Gang. Gegen diese Canälchen führen bald Ausläufer von den Gefässen, welche die Enden der Canälchen einstülpen und sich zu den *Malpighi*'schen Körpern umgestalten. Durch eine wiederholt aufgetretene Vermehrung dieser Röhrchen erlangt der *Wolff*'sche Körper eine bedeutende Massenzunahme und ragt besonders gegen die Höhle des Coeloms

Fig. 276.



Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom dritten Tage in der Höhle des offenen Mitteldarmes. *C* Centralnervensystem; *U* Ursegmente; *z* Kern der Ursegmente; *p* peripherer Theil der Urwirbel; *h* Epidermis; *Un* Urnierengang auf dem Querschnitte; *Hm* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *y* Entoderm; *Ao* Aorta; *Ch* Chorda; *F* Mesenchym; *v* Vasa omphalo-mesaraica; *K* Keimhügel.

vor, ist von dem Coelomepithel bedeckt (Fig. 276) und bildet den sogenannten Keimhügel (Urogenitalhügel, Fig. 277).

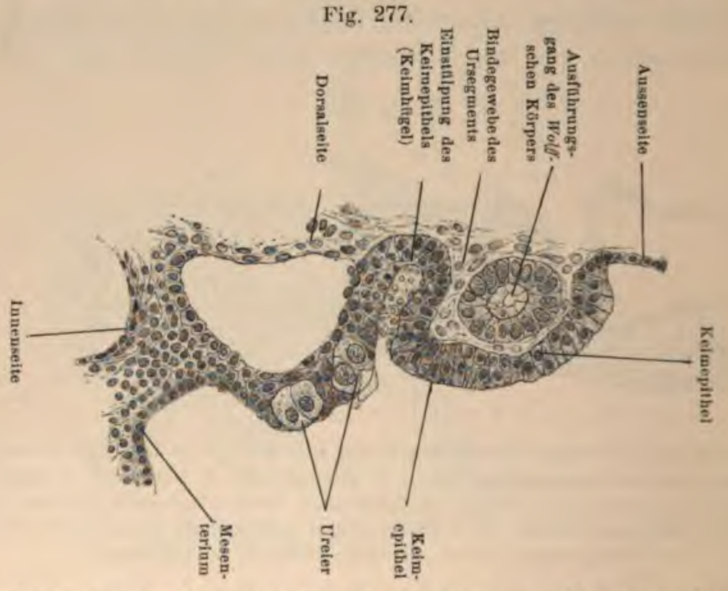
Der Angabe *Waldeyer's* zufolge soll der *Wolff*'sche Körper durch seitliche Sprossung aus dem Ausführungsgange seine Canälchen erhalten, die sich weiterhin dichotomisch theilen und das Canalsystem dadurch bedeutend vermehren; die Ausstülpungen sollen gleich vom Anfang an hohl sein. Bei ausgewachsenen Thieren findet man wirklich, dass der Ausführungsgang als Hohlgang seitliche Sprossen besitzt (Fig. 278); doch dürfte dies nur der Ausdruck der Seitencanälchen sein, die zu dem Ausführungsgange hinführen.

Eine weitere Ansicht, die von *Bornhaupt, Egli, Fürbringer, Schmigeloff* und *Mihalkovics* vertreten wurde, lehrt, dass die Urnieren-

canälchen unabhängig von den früher vorhandenen Epithelien aus dem Urnierenblastem entstehen und erst secundär mit dem Urnierengange in Verbindung treten.

Wiedersheim schliesst sich in Bezug auf die Bildung der Urniere an die Ansicht von *Mihalkovics* und sagt in Bezug auf deren Bildung bei Amnioten Folgendes: »Einstweilen ist distal, d. h. beckenwärts von der Vorniere, und zwar an der medialen Seite des Vornierenganges und ganz unabhängig von diesem eine zweite Serie von

Fig. 277.



Genitalanlage aus dem Querschnitte durch einen 1 *cm* langen Embryo von Mustelus vulgaris in der Höhe des Mitteldarmes.

Bläschen aufgetreten, die aber von Anfang an eine ungleich mächtigere Entfaltung und eine ganz andere Entwicklungsart zeigen. Dies ist das System der Urniere, welche gänzlich unabhängig vom Coelom im Gewebe der soliden Mittelplatten, im sogenannten Urnierenblastem, entsteht. Genauer präcisiert, handelt es sich um jene Stelle, wo die Somato- und Splanchnopleura mit einander verlöthet sind.«

Beim Hühnchen wurde berechnet, dass im Mittel auf ein Segment 39—40 Urnierencanälchen kommen; in der ausgebildeten Urniere des Hühnerembryos beläuft sich die Zahl der Urnierencanälchen auf 700—800. Beim menschlichen Embryo erreicht die

Urniere den höchsten Grad der Entwicklung ungefähr in der sechsten bis siebenten Woche (*Wiedersheim*).

Das Lumen des Urnierenganges ist nicht bei allen Thieren gleich weit; bei höheren Säugethieren ist es enger als bei anderen niederen Amnioten. Bei der Eidechse schrumpft die Urniere erst im zweiten Jahre, nachdem der erste Winterschlaf stattgefunden hat.

Zuweilen bleibt die Urniere neben der bleibenden Niere des Embryos in ihrer Function erhalten.

Die *Malpighi*'schen Körperchen in der Urniere vermehren sich durch Theilung, wie *v. Braun* bei den Reptilien und *Spengel* bei den Amphibien nachgewiesen haben. Die Körperchen zerfallen sehr oft in zwei Theile, und mit dieser Theilung geht auch eine Spaltung des Urnierencanälchens einher. Auf diese Weise entstehen primäre und secundäre Canälchen; bei den Reptilien aber konnte *Mihalkovics* weder den Spaltungsvorgang noch die sogenannten Zwillingsglomeruli beobachten.

Fig. 278.

Vorderster Abschnitt des *Wolff*schen Ganges mit seiner Umgebung von einem Hühnerembryo am vierten Tage. Flächenansicht nach *Waldeyer*. *y* *Wolff*'scher Gang; *a* blindes vorderes Ende desselben; *z* *Müller*scher Gang; *b* Glomeruli; *c* kurzer dicker Ausläufer des *Wolff*'schen Ganges; *d* schmaler Ausläufer; *e* und *l* Auftreibungen des vorderen Abschnittes vom *Wolff*'schen Gange, wahrscheinlich beginnende Seitensprossen.

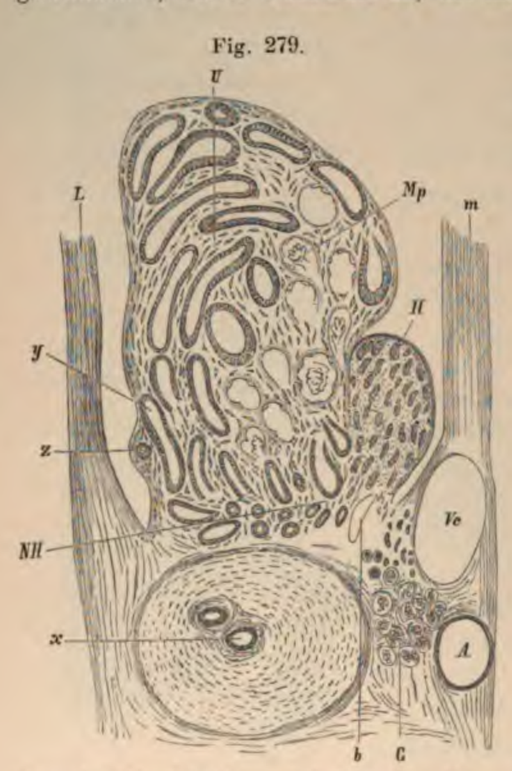
Die *Wolff*'schen Canälchen bei den Reptilien sind einfacher geordnet und weniger gewunden als bei den Vögeln.

Bei den Säugethierembryonen findet man auf Querschnitten selten mehr als ein Urnierencanälchen in den *Wolff*'schen Gang münden.

Schon *Johannes Müller* und *Rathke* machten darauf aufmerksam, dass die Canälchen verschiedene Dimensionen besitzen; auch *Waldeyer* nimmt zwei Arten von

Canälchen an, die sich durch das Epithel und die Weite des Ganges unterscheiden. An die Kapsel des Glomerulus schliesst sich ein gewundener, weiter Abschnitt an, der mit dunklem, einen **Bürstensaum** tragenden Cylinderepithel ausgekleidet ist und durch einen engeren, mit hellem Epithel ausgekleideten Abschnitt in den *Wolff*'schen Gang übergeht.

Fig. 279.



Querschnitt durch die Urogenitalanlage eines siebentägigen Hühnerembryos, nach *Waldeyer*. *L* Seitliche Bauchwand; *m* Mesenterium; *A* Aorta; *Vc* Vene; *G* Ganglienanlagen; *b* Vene an der Basis des *Wolff*'schen Körpers; *x* Anlage der Niere; *U* renaler Theil des *Wolff*'schen Körpers; *Mp* *Malpighi*sche Körperchen; *NH* Nebenhodentheil des *Wolff*schen Körpers mit Querschnitten kleiner Canälchen; *y* Querschnitt des *Wolff*'schen Ganges; *z* *Müller*'scher Gang; *H* Hoden mit einer dünnen Lage von Keimepithel.

Das Secret aus der Urniere geht in die Cloake und von da nach aussen oder in die Allantois. Nach *Nicolas* ist das Protoplasma der mit dem Bürstensaum versehenen Zellen in der Urniere der Säugethiere von unregelmässig vertheilten Vacuolen durchsetzt, in denen helles Secret liegt; die Vacuolen vergrössern sich, rücken nach dem freien Ende der Zellen hin und wölben dadurch die Zelle gegen das Lumen des Canälchens hin vor; dann treten die Secrettropfen durch eine Oeffnung des Bürstensaumes in das Innere des Canälchens.

Die späteren Veränderungen der Urniere sind von hoher Bedeutung und zeigen auch, dass die Aufgabe derselben bei den verschiedenen Thieren verschieden sei. Man muss hier zwischen der Urniere der Anamnier und der Urniere der Amnioten besonders unterscheiden.

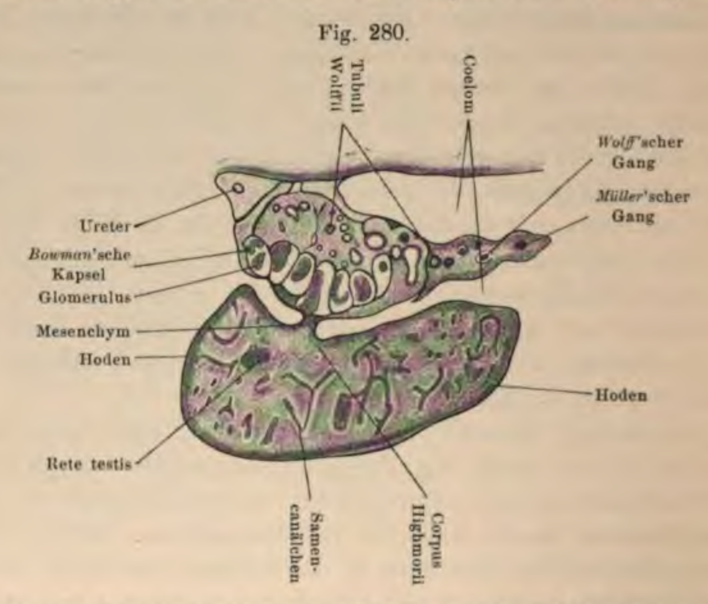
weil sich die Function dieses Gebildes bei beiden Gruppen wesentlich anders gestaltet. Bei den Anamniern besitzt die Urniere die doppelte Function, die der Excretion und die der Zeugung. Bei den Amnioten entfällt dagegen die Function der Excretion dadurch, dass sich die bleibende Niere bildet, und nur ein Theil der Urniere wird zur Bildung der männlichen Zeugungsdrüse verwendet. Man kann bei den höheren Amnioten schon im ersten Theil des Embryonallebens eine Pars renalis und eine Pars sexualis des *Wolff*-schen Körpers unterscheiden (*Mihalkovics*). Nach *Waldeyer* und *Dursy* finden sich frühzeitig zweierlei Canälchen in der Urniere; am rückwärtigen Theile der Urniere liegen quere Canälchen mit sexuellem Charakter, während bauchwärts weiter gewundene Canälchen verlaufen, die für die Harnsecretion bestimmt sind und einer Verödung anheimfallen. Es ist nach *Mihalkovics* nicht leicht, die Grenze zwischen den beiden Arten der Canälchen zu ziehen, da sie beide ziemlich die gleiche Structur besitzen und wahrscheinlich zusammenhängen. Ein Unterschied könnte etwa darin gefunden werden, dass der Geschlechtstheil nur primäre Urnierencanälchen enthalte; deutlicher wird die Grenze erst nach dem Verschrumpfen und während der Rückbildung des *Wolff*'schen Körpers.

Der kleinere Abschnitt der Urniere, welcher mehr dorsal liegt, wird zum Nebenhoden (Fig. 279), beziehungsweise zum Nebeneierstocke. Der grössere ventrale Theil verödet und erhält sich nur in kleinen Resten in der Nähe der Geschlechtsdrüse. Die Verödung tritt beim Embryo des Menschen in der siebenten bis achten Woche auf, bei Kaninchen erscheint sie bei einer Embryonallänge von 18 *mm* und bei dem Huhn am achten bis neunten Tage der Bebrütung.

Die Veränderungen bestehen zunächst darin, dass die Blutgefässe enger werden und dass neben ihnen das früher spärliche Bindegewebe massiger wird. Die Neubildung der Canälchen und die Sprossung an ihnen hört auf, das Epithel wird allmälig zu Cylinderzellen umgeformt, und es prägt sich dies in dem verschiedenen tinctoriellen Verhalten aus, indem sich der Körper der Zellen stärker färbt als früher. In diesem Zustand verharrt der *Wolff*'sche Körper beim Hühnchen ungefähr bis zum 16.—17. Tage; dann treten in den Zellen der geschrumpften Canälchen Fettkörnchen auf, die zum Zerfalle der Zellen führen; schliesslich sieht man statt der Canälchen solide Stränge, welche keine Höhlung zeigen und von

dem übrigen bindegewebsreichen Stroma wenig different sind. Während dieser Regression haben auch zugleich der Glomerulus und die *Bowman*'sche Kapsel Veränderungen erlitten, indem der Glomerulus durch die Verödung des zuführenden Gefässes schrumpfte, wobei zwischen Kapsel und Glomerulus ein grösserer Raum entsteht (Fig. 280); die Kapsel legt sich späterhin an den Glomerulus an; zwischen den einzelnen Resten der geschrumpften Urnierencanälchen liegen kleine solide Zellknospen ohne Gefässe, welche

Fig. 280.



Querschnitt der Urniere und der Geschlechtsdrüse eines 3·5 *cm* langen menschlichen Embryos männlichen Geschlechtes, nach *Mihalkovics*.

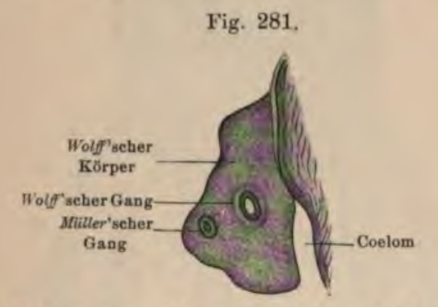
den Resten der *Malpighi*'schen Körperchen entsprechen. Die an der medialen Seite gelegene Partie der Urniere, welche zur Geschlechtsdrüse wird, tritt stärker hervor, während die Urniere nur als unbedeutender Rest lateral anliegt. Aus dem Stroma der verschrumpften Urniere entsteht in Folge eines starken Wachsthums des Bindegewebes eine dicke Bindegewebsplatte, die vom Epithel des Coeloms bedeckt wird und die Reste der Urnierencanälchen und der Glomeruli umschliesst; diese Reste werden beim Manne zum *Giraldès*'schen Organ (Corpus innominatum), beim Weibe zum Parovarium (Corpus conicum); die sie umschliessende Bindegewebsplatte heftet

sich am Hilus der Geschlechtsdrüse als deren Gekröse an und wird beim Manne als Mesorchium, beim Weibe als Mesovarium bezeichnet; ihr lateraler Theil wird zum Ligamentum epididymitis des Mannes, beziehungsweise zur Ala vespertilionis des Weibes.

Anlage des Müller'schen Ganges.

Der *Wolff*'sche Gang (Urnierengang) steht mit der Bildung des männlichen Genitales und mit der Anlage der bleibenden Niere (Metanephros) in Zusammenhang; wie wir bereits oben bemerkten, entwickelt er sich aus den auskleidenden Zellen des Coeloms, an der

Fig. 281.

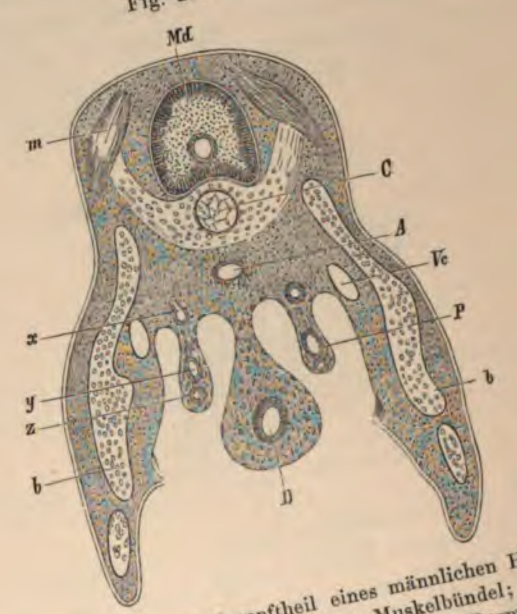


Querschnitt der Urniere eines 3·5 *cm* langen menschlichen Embryos männlichen Geschlechtes, nach *Mihalkovics*.

Uebergangsstelle des somatischen Blattes in das splanchnische Blatt. Ein zweiter, von *Johannes Müller* beschriebener Gang zieht gleichfalls paarig an beiden Seiten der Wirbelsäule nach innen vom *Wolff*'schen Gange und läuft nach abwärts gegen das Schwanzende. Beide Gänge vereinigen sich in der Cloake, in der sie auch ausmünden; der *Müller*'sche Gang steht mit der Bildung der Geschlechtswege des Weibes in Zusammenhang. Dieser Gang tritt später auf als der *Wolff*'sche Gang. Ueber seine Entstehungsweise sind die Ansichten verschieden. Nach *Johannes Müller* legt er sich im Bindegewebe der Urniere in Form eines soliden Zellstranges an und zeigt sich ebensowohl im männlichen, wie im weiblichen Geschlechte; er bricht gegen die Bauchhöhle nach vorne zu durch und bildet auf diese Weise das Ostium tubae. Dieser Ansicht schlossen sich *Valentin*, *Reichert*, *Dursy* u. A., überhaupt die älteren Forscher, an. Eine zweite Angabe besteht darin, dass der *Müller*'sche und der

Wolff'sche Gang ursprünglich als gemeinschaftliches Rohr zu beiden Seiten angelegt werden. Diese Anlage weist darauf hin, dass bei den Chordaten ursprünglich ein hermaphroditischer Zustand bestanden haben muss und erst später in Folge einer Differenzierung des *Wolff*'schen und des *Müller*'schen Ganges im Verlaufe der Entwicklung in einen zweigeschlechtlichen Zustand überging.

Fig. 282.

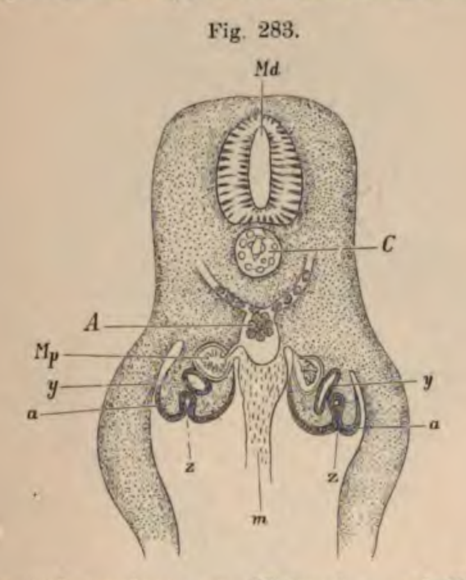


Querschnitt durch den hinteren Rumpftheil eines männlichen Hühnerembryos von acht Tagen, nach *Waldeyer*. *Md* Medulla; *m* Muskelbündel; *C* Chorda mit der Anlage eines definitiven Wirbels; *A* Aorta; *Vc* Vene; *D* Darm; *b* Knorpelstreifen; *P* Plica urogenitalis, enthält: *x* den Nierencanal, *y* den *Wolff*'schen Gang und *z* den *Müller*'schen Gang.

Bei niederen Wirbelthieren entsteht der *Müller*'sche Gang aus dem Urnierengang; so ist dies bei den Selachiern und den Amphibien deutlich nachzuweisen. Wenn die beiden Gänge von einander getrennt sind, so legt sich das den *Wolff*'schen Gang umgebende Bind-gewebe zwischen die beiden Gänge, so dass für jeden dieser epithelial Gänge eine mesenchymale Umhüllung auftritt. Der *Müller*'sche Ga liegt dem Epithelüberzug des Coeloms näher, während der *Wolff*'s Gang mehr dorsalwärts gelegen ist (Fig. 281 und 282).

Im Vornierenstadium hat der Ausführungsgang gegen die Leibeshöhle hin gerichtete Oeffnungen, welche den Segmentalorganen bei den Wirbellosen, besonders den Würmern, entsprechen und neben den Secreten des Körpers auch die Genitalproducte nach aussen abführen können. Im weiteren Entwicklungsstadium hat der Urnierengang nur mehr die Fortleitung des in den Urnierencanälchen gebildeten Harnes zur Aufgabe (*Balfour, Semper, Hoffmann*), während die Fortleitung der Genitalproducte dem *Müller*'schen Gange zufällt.

Fig. 283.

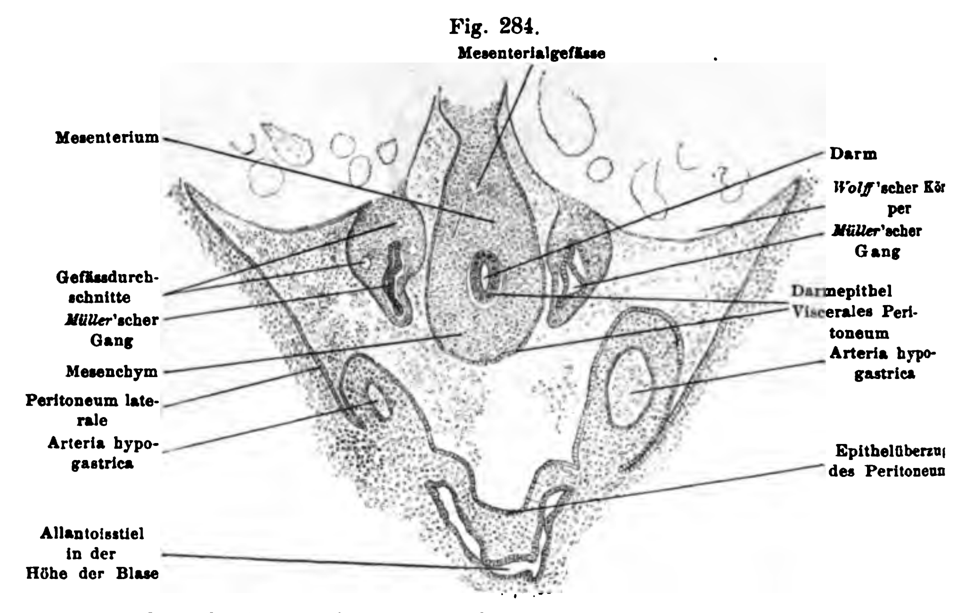


Querschnitt eines Hühnerembryos von 99 Stunden, nach *Waldeyer*. Combiniert aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Die rechte Hälfte entspricht dem vorderen Querschnitte. *Md* Medullarrohr; *C* Chorda; *A* Aorta; *Mp* *Malpighi*'sches Körperchen; *a* Keimepithel; *z* *Müller*'scher Gang, respective die Einstülpung des Keimepithels zur Bildung desselben; *m* Mesenterium.

Waldeyer stellt in Bezug auf die Entstehung des *Müller*'schen Ganges eine andere Ansicht auf, die auch *Gasser, Mihalkovics, Janošik, Kapff* etc. acceptierten. An dem Epithel des Coeloms, welches sich über den prominierenden *Wolff*'schen Körper hinweg erstreckt, beobachtet man eine umschriebene Verdickung, die anfangs in Form einer Leiste an der Oberfläche über der Urniere gelegen war. Das Cylinderepithel erhebt sich faltenartig zu einer Rinne (Fig. 283), die auf Querschnitten bald seicht, bald einem Rohr ähnlich erscheint. Gegen das Vorderende zu bleibt die Rinne offen und mit dem Coelom

in Verbindung. Diese Stelle ist die künftige Abdominalöffnung der Tuba und wird als *Müller*'scher Trichter bezeichnet; sie wird von Cylinderepithel ausgekleidet. Die Rinne schliesst sich gegen das Schwanzende hin ab und bildet den einen, anfangs soliden, später sich aushöhlenden Gang (Fig. 284), der sich mit dem entsprechenden Gange der anderen Seite vereinigt (*Müller*'scher Gang). Durch Zunahme des Bindegewebes in der Umgebung des *Müller*'schen Trichters erheben sich dessen Ränder lippenförmig, und es entstehen

Fig. 284.



Querschnitt durch einen 1 *cm* langen Schweinsembryo in der unteren Körperhälfte.

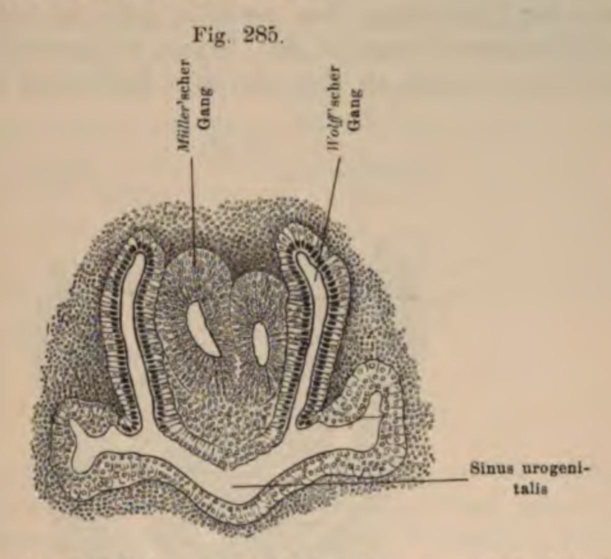
an den Lippen Unebenheiten und Einrisse, welche die ersten Anlagen der Fimbrien darstellen; bei menschlichen Embryonen werden sie im dritten bis vierten Monate deutlich.

Bei den Anamniern gibt der *Wolff*'sche Gang den *Müller*'schen Gang ab, während bei den Amnioten die beiden Gänge getrennt auftreten; durch die Theilung der Function erhalten die beiden Gänge bei den Amnioten einen höheren Grad der Dignität.

Der *Müller*'sche Gang wird beim Weibe zum Geschlechtscanal, beim Manne fällt er einer Rückbildung anheim; ein Rest erscheint beim Erwachsenen als ungestielte Hydatide des Hodens. Jener

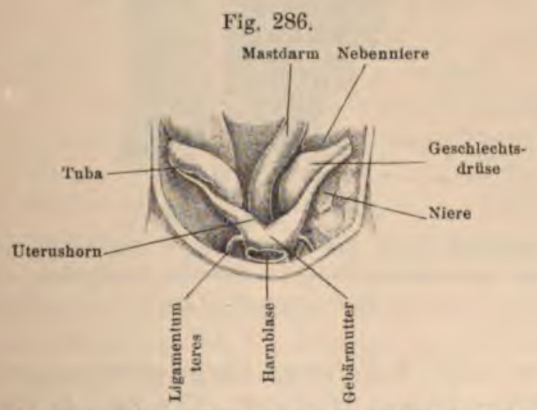
Abschnitt der beiden Gänge, in dem sie vereinigt sind, bleibt beim Manne als Uterus masculinus zurück.

Fig. 285.



Einmündungsstelle der *Müller*'schen Gänge in den Sinus urogenitalis bei einem weiblichen Embryo von 3 *cm* Länge, nach *W. Nagel.*

Fig. 286.



Innere Geschlechtsorgane eines 4·5 *cm* langen menschlichen Embryos weiblichen Geschlechtes, nach Entfernung der Bauchwandungen, nach *Mihalkovics.*

Bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, sowie bei manchen niederen Säugethieren sind die beiden *Müller*'schen Gänge während der ganzen Lebensdauer von einander getrennt; solche Thiere be-

zeichnet man als Didelphen. Bei den meisten Säugethieren kommen die beiden *Müller*'schen Gänge in einem bald grösseren, bald kleineren Theile zur Verbindung; dies geschieht noch vor der Einmündung der *Müller*'schen Gänge in den Sinus urogenitalis (Fig. 285); diese Thiere werden als Monodelphen bezeichnet. Durch die Ver-

Fig. 287.



Sagittaler Längsschnitt durch die Mündungsstelle der vereinigten *Müller*'schen Gänge bei einem menschlichen Embryo weiblichen Geschlechtes von 4 *cm* Rumpflänge, nach *W. Nagel.*

wachsung der beiden *Müller*'schen Gänge entstehen die Tuben, der Uterus und die Vagina (Fig. 286). Zur Zeit, da der *Müller*'sche Gang zu dem weiblichen Geschlechtscanal wird, erscheinen die ursprünglich angelegten Epithelien und die Mesenchymgebilde bedeutend vermehrt und zu verschiedenen Gewebselementen differenziert, so dass bindegewebige und musculöse Elemente unterschieden werden können (Fig. 287).

Es lassen sich aus dieser Entstehungsweise eine ganze Reihe von Hemmungsbildungen, wie der Uterus bicornis, Uterus duplex, Uterus didelphis und Uterus septus, erklären. Sie sind, wie *Wiedersheim* richtig bemerkt, nichts anderes als der Ausdruck eines im Laufe langer Zeiträume vor sich gegangenen Zusammenflusses der ursprünglich getrennten *Müller*'schen Gänge in einen Uterus simplex, wie er die heutigen Primaten charakterisiert.

Die *Wolff*'schen Gänge ziehen als verkümmerte, röhrenförmige Gebilde an der Aussenwand des Uterus, so dass man auf Durchschnitten der Uteri von Embryonen des Menschen im fünften bis sechsten Monate noch Reste des *Wolff*'schen Ganges in der Wand des Uterus findet.

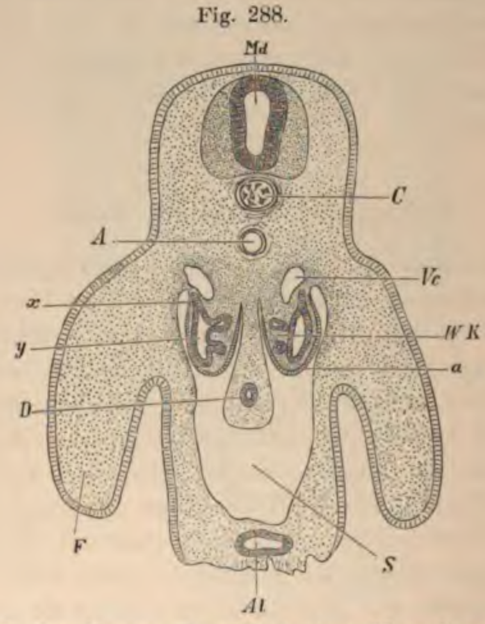
Keimepithel, Eierstock, Hoden.

Wenn die Anlage der Genitalgänge aus dem Epithel des Coeloms so weit vorgeschritten ist, dass der *Müller*'sche Gang neben dem *Wolff*'schen Gange auftritt, so kann man klar beobachten, dass ein Theil des Epithels, welches den gegen die Bauchhöhle vorragenden *Wolff*'schen Gang bedeckt, aus höheren Cylinderzellen besteht, als in der übrigen Leibeshöhle. Das Gesammtepithel der Leibeshöhle wurde früher als der Mutterboden für Epithelien, für die zwischen der Peritonealfläche und der Leibeswand liegenden und für die zwischen der Peritonealfläche und der Darmwand liegenden Gewebe angesehen. In den Sechzigerjahren habe ich zuerst darauf hingewiesen, dass diese Epithelien nur als auskleidende Elemente der Leibeshöhle dienen, und dass es an jener Stelle, wo sich der Genitaltract entwickelt, und besonders dort, wo es den *Wolff*'schen Körper überkleidet, sich durch eine besondere Höhe auszeichnet (Fig. 288). Dieses Epithel erhielt seine Bedeutung durch die berühmte Arbeit *Waldeyer's* »Eierstock und Ei«, in welcher der Nachweis geliefert wurde, dass sich im Embryo aus diesem Epithel (Keimepithel) die ersten Eier entwickeln, und dass der *Müller*'sche Gang aus ihm durch Einstülpung entstehe. Dieses Epithel ist nach innen zu, wo sich die Eier an der Oberfläche des Keimhügels entwickeln, auffällig höher. Demnach stellt sich die Anlage des Ovariums folgendermassen dar: Das Epithel des Ovariums stammt aus dem Keimepithel, das Bindegewebe des Ovariums ist eine Fortsetzung des

Bindegewebes des Peritoneums, welches wir aus der sogenannten Ursegmentmasse entstehen sahen, also mesenchymatischen Ursprungs, und die Gefässverzweigungen, welche in die Bindegewebsanlage hineinziehen, sind Abzweigungen der gegen den *Wolff*'schen Körper ziehenden Gefässe.

Nach den Untersuchungen der letzten Jahre hat das Keimepithel nicht nur für das weibliche, sondern auch für das männliche

Fig. 288.



Querschnitt durch den hinteren Rumpftheil eines 88stündigen Hühnerembryos. *Md* Medullarrohr; *C* Chorda; *A* Aorta; *Vc* Vena cardinalis; *D* Enddarm mit Mesenterium; *S* Peritonealhöhle; *Al* Allantois; *F* Anlage der hinteren Extremitäten; *WK* *Wolff*'scher Körper; *y* Querschnitt des *Wolff*'schen Ganges mit zwei Seitensprossen; *x* Nierencanal; *a* Keimepithel.

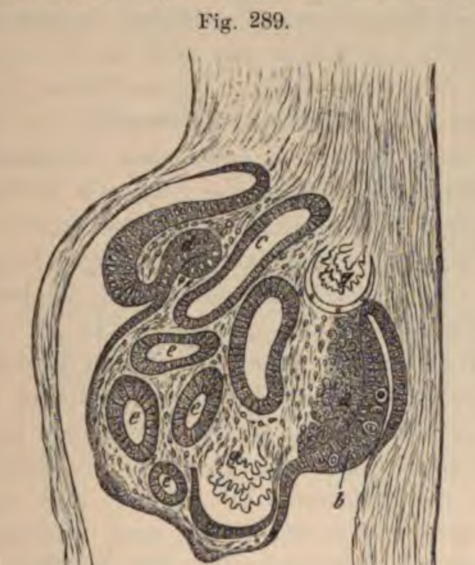
Geschlecht Bedeutung. Für die männlichen Individuen besitzen wir zahlreiche Anhaltspunkte, dass aus dem Keimepithel jene Gebilde hervorgehen, in denen wir die Grundlage der Spermatozoen erkennen müssen.

Die Producte der Zeugungsdrüsen für beide Geschlechter entstehen aus dem Keimepithel. Schon *Waldeyer* wies darauf hin, dass das Keimepithel bei beiden Geschlechtern vorhanden sei und dass

bei den männlichen Individuen auch Eichen zur Anlage kommen, sich aber nicht zu einem vollständigen Eierstocke entwickeln.

Bei Hühnerembryonen, bei denen die weibliche Sexualdrüse angelegt ist, findet man zur Zeit des Abschlusses des Darmrohres an der in die Peritonealhöhle vorragenden Erhabenheit des *Wolff*'schen Körpers beiderseits bei auffallendem Lichte einen weissen Streifen. Dieser reicht ungefähr bis zur tiefsten Stelle des *Wolff*-

Fig. 289.



Querschnitt durch die Urogenitalanlage eines Hühnerembryos am Ende des vierten Bruttages, nach *Waldeyer*. Combiniert aus den Zeichnungen zweier Präparate, von denen das eine den *Wolff*'schen Körper mit der Einstülpung des *Müller*'schen Ganges, das andere einen ziemlich gleich entwickelten *Wolff*'schen Körper mit der Eierstocksanlage zeigte. *e* *Wolff*'sche Quercanälchen im Durchschnitte; *c* Querschnitt des *Wolff*'schen Ganges; *d* *Müller*'scher Gang im Zusammenhange mit dem Keimepithel; *a* Eierstockhügel; *b* verdicktes Keimepithel mit Ureiern; *g* *Malpighi*'sche Körperchen.

schen Körpers. Um diese Zeit geht noch das Epithel der Tubenöffnung direct auf die Keimdrüse über. An der letzteren Stelle sieht man nach *Waldeyer* diesen Streifen als einen dünnen Flor über der Geschlechtsdrüse sich ausbreiten. Je mehr aber der *Wolff*'sche Körper wächst, desto mehr wird das Ovarium (Keimepithel mit den daran grenzenden Elementen der Ursegmentmasse) auf den vorderen Abschnitt der Urniere beschränkt, so dass wir in späteren Stadien die

Ovarien als abgeplattete Körper dem vorderen Theile der Urniere aufliegend finden. Das Keimepithel wird zum Epithel des Ovariums. Am übrigen Peritoneum, wie beispielsweise an der Plica urogenitalis zu sehen ist, wird dasselbe mehr flach (Fig. 289). Das Verhältnis zwischen Ovarium und *Wolff*'schem Körper ändert sich bald, die Keimdrüse wächst, während der *Wolff*'sche Körper kleiner wird und verkümmert. Das Ovarium kommt dann vor die Niere zu liegen, so dass man bei Neugeborenen weiblichen Geschlechtes zwischen beiden den *Wolff*'schen Körper nur noch als Parovarium findet. Das sogenannte Zwischengewebe ist bei der Niere, Urniere und dem Ovarium mit einander verbunden, da dasselbe, wie wir bereits erwähnt, einer gemeinschaftlichen Zellenmasse entstammt. Eine sehr auffällige Erscheinung am Keimepithel sind nach *Waldeyer* Epithelialzellen, die zwischen dem übrigen Keimepithel liegen, durchsichtiger und rundlich sind, und grosse glänzende Kerne besitzen; sie sind als die ersten Eichen (Primordialeier) zu betrachten. Man findet nach *Waldeyer* keine Epithelialgebilde in irgend einem Gebiete des Thierleibes, die eine so auffällige Verschiedenheit von den umgebenden Elementen zeigen würden, als es bei den eben genannten ersten Eichen der Fall ist. Die Eichen bei den Wirbelthieren sind somit früher als die Eierstöcke angelegt, da man das Keimepithel in der Peritonealhöhle zu einer Zeit zur Ansicht bekommt, wenn noch nichts von irgend einer Andeutung einer Geschlechtsdrüse zu sehen ist (siehe Fig. 276, S. 305).

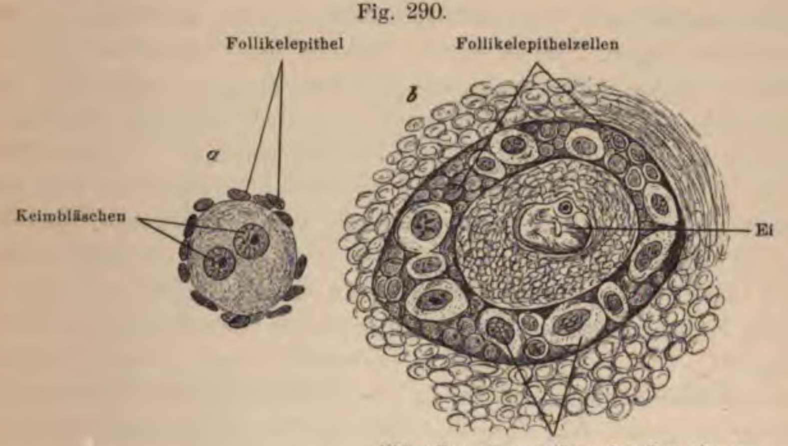
Bei der Entwicklung mancher Thiere, wie der Trematoden, sind nach *van Beneden* zwei verschiedene Genitaldrüsen thätig, ein Keimstock (Germigène) und ein Dotterstock (Vitellogène). Der erste liefert das Protoplasma (Keim), der zweite das Deutoplasma. Wo aber Protoplasma und Deutoplasma in den Eiern nicht getrennt sind, können beide aus dem Epithel der Eiröhren geliefert werden. Das Protoplasma, als der wesentliche Theil, kann keinem Ei fehlen. Jeder Keim entsteht in gleicher Weise bei allen untersuchten Thieren, und zwar aus einer ungetheilten Protoplasmamasse mit mehreren Kernen, welche *van Beneden* als Liquide protoplasmatique bezeichnet.

Pflüger, Klebs und *Kölliker* nehmen eine Vermehrung der Primordialeier durch Theilung an. *Pflüger* hat bei der Katze einen solchen Vorgang beobachtet; das durch die Theilung neu ent-

standene Keimbläschen erhielt erst spät seinen Keimfleck. Man findet nicht selten bei Embryonen des Menschen und der Säugethiere Primordialeier mit zwei Kernen. *Nagel* hält diese Bildungen für Zwillingseier und glaubt, dass sich aus solchen Eiern zwei Embryonen von gleichem Geschlechte und mit einem gemeinschaftlichen Chorion entwickeln können (Fig. 290 *a*).

Das reife Eierstocksei besteht nach *Waldeyer* aus dem Primordialei mit Keimbläschen und Keimfleck (Bildungsdotter, Haupt-

Fig. 290.



a Primordialei mit zwei Keimbläschen aus dem Eierstocke eines sechsmonatlichen Fötus, nach *W. Nagel.*

b Wachsender Follikel aus dem Eierstocke eines Neugeborenen mit Ei und Nährzellen, nach *W. Nagel.*

dotter) und aus zwei accessorischen Theilen, dem Nebendotter (Nahrungsdotter) und der Dotterhaut (Zona pellucida). Beide accessorische Theile sind directe Abkömmlinge des Follikelepithels; beim Vogelei betheiligt sich das ganze Follikelepithel, beim Säugethierei nur der Discus proligerus an dem Bau dieser Bestandtheile. Bei den Wirbellosen werden die Dotterelemente von besonderen wirklichen Zellen mit Kern und Kernkörperchen, den sogenannten Nährzellen, gebildet, welche aber genetisch mit den Follikelepithelzellen gleichwertig sind. Diese Nährzellen findet *Nagel* als Zellen mit mattglänzendem Plasma und deutlichem Kerne auch beim Menschen; er schreibt ihnen die Fähigkeit zu, Nahrungsdotter zu bilden, welcher

von dem sich bildenden Ei durch Diffusion aufgenommen wird; wenn das Ei selbst Nahrungsdotter zu bilden beginnt, so erfahren die Nährzellen eine Veränderung, sie betheiligen sich nur mehr an der Bildung des Liquor folliculi und durchlaufen die als Epithelvacuolen (*Flemming*) bekannten Auflösungsstadien (Fig. 290 *b*).

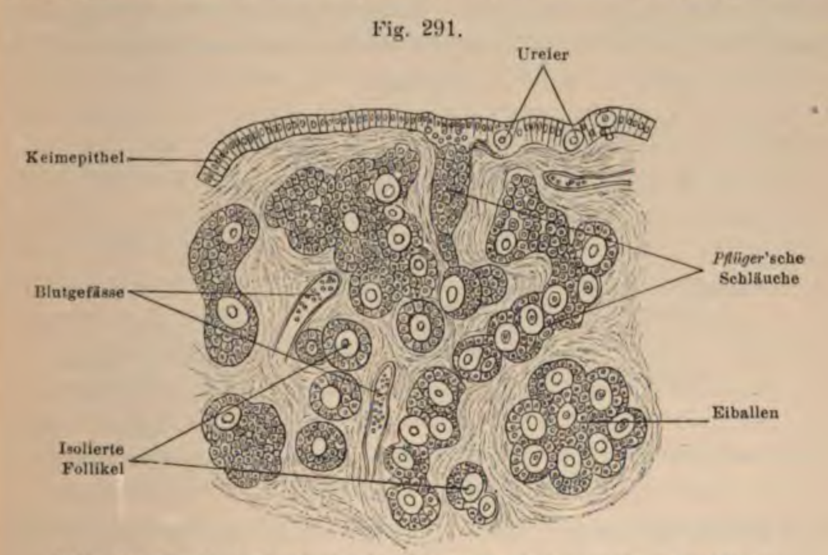
Das Keimepithel verändert sich auf der Oberfläche des Ovariums derart, dass an einzelnen Stellen rundliche Zellen auftreten und von anderen Zellen umgeben werden, die sich den rundlichen Zellen anschmiegen. Die rundlichen Zellen bleiben aber nicht an der Oberfläche liegen. Wenn es zur Bildung des Eierstockes und des darunter liegenden Bindegewebes mit den Gefässen gekommen ist, dann gelangen die rundlichen Zellen von der Oberfläche des Keimepithels in die Tiefe; da nicht gleichzeitig alle sich bildenden Eier in die Tiefe versenkt werden, so erscheinen die Eier in verschiedenen Höhen, um sie herum entwickelt sich Bindegewebe, so dass sie in Ballen (Eiballen) oder in Schläuchen (*Pflüger*'sche Schläuche) liegen. Die Eier wachsen allmälig heran und werden durch Zwischenlagerung von Bindegewebe von einander getrennt (Fig. 291). Das vergrösserte Ei kommt nun isoliert zu liegen und ist nur von einer Schichte von Zellen, die dem umhüllenden Bindegewebe anliegt, umgeben. Auf diese Weise haben wir einen einfachen Follikel, der sich noch im primitiven Zustande vorfindet, an dem aber bereits die Eizelle, das Follikelepithel und die Theca folliculi als bindegewebige Umhüllung zu erkennen sind. Die Eier in diesem Zustande können noch immer als Ureier bezeichnet werden. Immer ist das Urei grösser als die übrigen Zellen des Follikels. Meist liegen die Ureier in Gruppen zusammen (Einester). Wenn mehrere Eier von einer gemeinschaftlichen Hülle umgeben werden, wie wir dies bei den Arthropoden sehen (*Weismann*), entsteht eine vielkernige Protoplasmamasse (Syncytium), in welcher einer der Kerne stärker wächst und zum Keimbläschen wird, während die übrigen Kerne zerfallen und aufgelöst werden; eine ähnliche Erscheinung lässt sich auch bei der Salamandra atra beobachten, indem sich hier ein Ei auf Kosten der anderen besonders stark entwickelt.

Beim Hühnerembryo finden sich um den Follikel herum zahlreiche weisse Blutkörperchen; in ähnlicher Weise erscheint bei den Fischen der Follikel von einer Schichte Lymphkörperchen umgeben.

Nach *His* und *Miescher* finden sich im Eierstocke des Lachses die Lymphzellen zwischen Ei und Follikel, ja sogar im Ei selbst innerhalb der Dotterhaut. Daraus dürfte man schliessen, dass diese Lymphzellen ein Nährmaterial abgeben.

Wenn der Follikel grösser wird, so kommt das Ei dadurch wandständig zu liegen, dass sich zunächst die Follikelzellen vermehren; und wenn in jener Hälfte des Follikels, wo sich keine Flüssigkeit befindet, der Liquor folliculi auftritt, so können die

Fig. 291.



Sagittaler Durchschnitt durch den Eierstock eines neugeborenen Kindes, nach *Waldeyer*.

Follikelzellen mehr wandständig gedrückt werden. Der Follikel wird allmälig grösser; man unterscheidet an dem reifen Follikelei die aus Bindegewebe und Gefässen bestehende Theca folliculi und die Follikelzellen, welche in der Umgebung des Eies verdickt sind (Discus proligerus). Innerhalb des Discus proligerus liegt das Ei in der Zona pellucida.

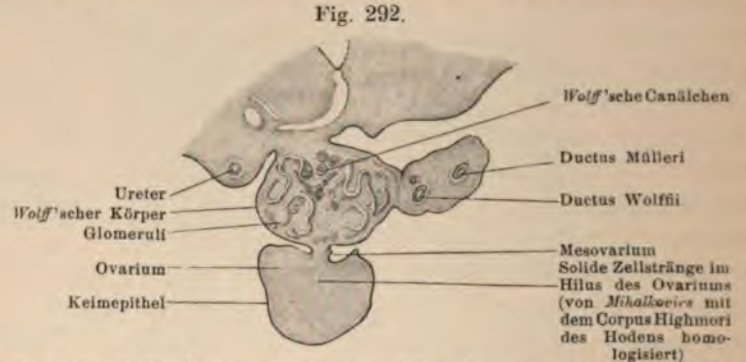
Das weitere Schicksal des Eies, das Platzen des Follikels, das Austreten des Eies aus dem Eierstocke und die Bildung des gelben Körpers soll hier nicht weiter verfolgt werden.

Die Eierstöcke der Embryonen und der Neugeborenen enthalten sehr viele, dicht nebeneinander gelagerte Eichen. Die Neu-

bildung der Eichen geht ununterbrochen bis zum Erlöschen der Geschlechtsfunction vor sich.

Beim Menschen kann man am Ende des zweiten Monates im Allgemeinen das Geschlecht der Embryonen mit unbewaffnetem Auge bei der Präparation der inneren Genitalien erkennen. Medialwärts von der Urniere erhebt sich eine Geschlechtsleiste, welche beim weiblichen Individuum länger ist als bei dem männlichen und sich an den Enden verschmälert. Zu Anfang des dritten Monates ist das Ovarium länglich und erstreckt sich nach vorne bis zur Abdominalöffnung des Eileiters und nach rückwärts bis

Fig. 292.



Querschnitt durch die Beckengegend eines 3·5 *cm* langen menschlichen Embryos weiblichen Geschlechtes, nach *Mihalkovics*.

zum Horne des Uterus. Die runde Begrenzung des Eierstockes verschwindet allmälig, so dass er schon im vierten Monate auf dem Querschnitte eine dreikantige Figur zeigt. Die Farbe des Eierstockes im frischen Zustande ist gelblichgrau. Die Verbindung desselben mit der Urniere erfolgt durch das Mesovarium (Fig. 292). Aus der Urniere entsteht durch Zunahme des Bindegewebes eine starke Bindegewebsplatte, deren Oberfläche vom Coelomepithel der Urniere bedeckt bleibt; sie erstreckt sich bei dreimonatlichen menschlichen Embryonen von dem Eileiter bis zur hinteren Leibeswand und ist hier mittelst einer dünnen Bauchfellfalte angeheftet; sie ist die Anlage des Ligamentum latum. Das bindegewebige Stroma des Eierstockes, welches bei Embryonen im Alter von drei bis vier Monaten bis zum Gebärmutterhorn reicht, wird später zum Ligamentum ovarii. Dort, wo das Ende des Ligamentum ovarii mit dem Horn des Uterus zusammenhängt, setzt sich das Gubernaculum Hunteri an, ein Band,

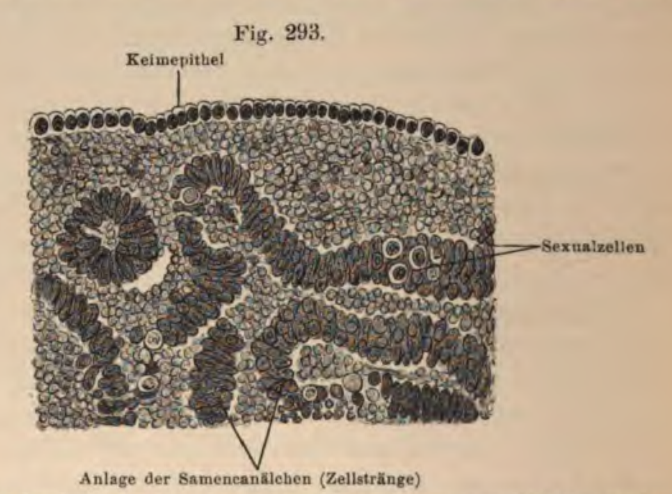
das dem späteren Ligamentum uteri rotundum (Ligamentum teres) entspricht. Das Ligamentum ovarii und das Gubernaculum hängen so innig zusammen, dass sie einen einzigen Strang darzustellen scheinen; der bindegewebige Abschnitt des Eierstockes dürfte an dem Aufbau des Gubernaculum theilnehmen.

Im dritten Monate des menschlichen Intrauterinlebens liegen die Eierstöcke in der Längsachse des Körpers, ziemlich hoch über dem Beckeneingange, durch das Mesovarium (Ovarialgekröse) an die Reste der Urniere befestigt. Bei dem erwachsenen Weibe findet man bekanntlich den Eierstock unter dem Beckeneingange an der hinteren Fläche des Ligamentum latum; es hat somit der Eierstock eine Wanderung nach unten durchzumachen (Descensus ovarii). Die Ursachen dieser Lageveränderungen sind auf Wachsthumsdifferenzen zwischen der Wandung und dem Inhalte der Bauch- und Beckenhöhle zurückzuführen, wobei eine Fixierung des Eierstockes an dem Gubernaculum mit ins Spiel kommt. Da der Eierstock beweglicher ist und seine Anhaftungsstellen nachgeben, so kann er sich bei einer Ausweitung der Beckenhöhle senken.

Ueber die Entwicklung des Hodens wurde schon von den älteren Autoren berichtet; so war schon *Rathke* in der Lage, die ersten Samencanälchen im bindegewebigen Gefüge zu beschreiben; ebenso erkannte *Johannes Müller* die Samencanälchen, welche durch eine selbständige Differenzierung entstehen; jedoch glaubte er, dass sie erst gegen Ende des Embryonallebens zur Entwicklung kommen. *Bornhaupt, Kölliker* und *Braun* haben die Entwicklung der Hodencanälchen näher verfolgt und suchten festzustellen, aus welchen Elementen die Hodencanälchen gebildet werden. In erster Linie dachte man an die Urnierencanälchen; *Kölliker* gab an, dass von Seite der *Malpighi*'schen Körperchen eine Wucherung erfolge, ist aber in letzterer Zeit selbst von dieser Ansicht zurückgekommen. *Schulim, Balbiani* und *Schmigeloff* nehmen eine vollständige Herausdifferenzierung von Hodencanälchen aus einem anderen Substrate an als es die Urniere ist; nach *Balbiani* entstehen aus den Urnierencanälchen nur die Tubuli recti und das Rete testis, während sich die Tubuli contorti selbständig differenzieren sollen. *Bornhaupt* und *Egli* schreiben dem Keimepithel die Aufgabe zu, das Epithel der Hodencanälchen zu liefern; *Balfour* und *Semper* kamen bei den Selachiern und *Hoffmann* bei den Amphibien zu Resultaten, die wir

für die amnionlosen Wirbelthiere als giltig ansehen können. Das als Keimepithel bezeichnete Zellenlager stülpt sich gegen die darunter liegenden Mesenchymgebilde des mittleren Keimblattes ein und bildet grössere Zellen mit deutlichen Kernen, welche man die Ursamenzellen nennt. Diese entstehen in ähnlicher Weise wie die Ureier aus dem verdickten Keimepithel am sogenannten Keimhügel. Wenn sie sich durch wiederholte Einstülpung in die Tiefe gesenkt haben, so werden sie von dem darunter liegenden Bindegewebe umgeben und bilden so längere Schläuche, deren zellige

Fig. 293.



Sagittalschnitt durch die Hodenanlage eines 22 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *Nagel*.

Auskleidung dem Keimepithel entstammt und also ein Mesothel darstellt; dieses Mesothel gestaltet sich zu den Ursamenzellen um, die Schläuche werden zu Samencanälchen; es entspricht also die Entwicklung der Ursamenzellen der Entwicklung der Ureier. Es kommen aber neben den Samenzellen auch Primordialeier vor, die aus Einstülpungen des Keimepithels hervorgehen; diese Primordialeier finden sich auch im Hodengewebe des Embryos zerstreut, verschwinden aber später.

Die Anlage der secernierenden Hodenelemente stammt also aus dem Mesoderm, und zwar aus dem Substrate des Keimepithels. Die aus den Ursegmenten hervorgehenden Mesenchymelemente lagern sich um sie herum und versorgen sie mit Bindegewebe und mit

Gefässen. So zeigt sich die männliche und die weibliche Zeugungsdrüse in ihren Anlagen identisch.

Nagel untersuchte menschliche Embryonen von 11—13 *mm* Länge. Er fand bei ihnen die Keimdrüse als einen an der Innenseite des *Wolff*'schen Körpers gelegenen, 0·5 *mm* langen und 0·3 *mm* breiten Wulst, an dem sich bei verschiedenen Embryonen Verschiedenheiten im Aufbau zeigen, so dass *Nagel* eine von Beginn der Keimdrüsenbildung an vorhandene Differenzierung der Sexualdrüse bei beiden Geschlechtern annimmt. Die eben angelegte Sexualdrüse besteht der Hauptsache nach aus epithelialen Elementen, welche

Fig. 294.

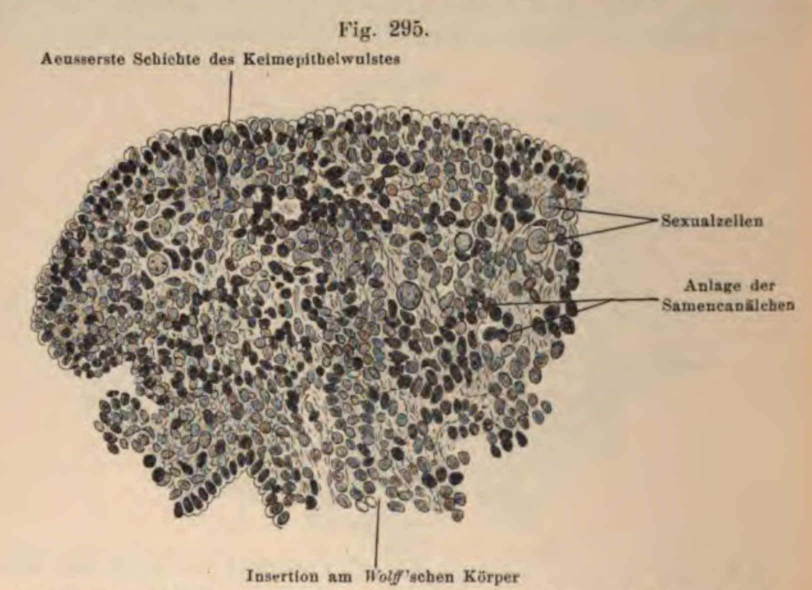


Schnitt durch die Anlage der Keimdrüse (des Eierstockes) von einem menschlichen Embryo von 12 *mm* Länge, nach *W. Nagel.*

gegen das Stromagewebe des *Wolff*'schen Körpers deutlich abzugrenzen sind; *Nagel* fand sie bei einigen Embryonen zu geschlängelten Zellsträngen (Fig. 293) angeordnet, während bei anderen gleichalterigen Embryonen diese Anordnung fehlte. Die Zellstränge stehen theils unter sich, theils mit der Oberfläche in Verbindung; an der Basis der Keimdrüse liegen zwischen ihnen spärliche Züge von zartem, embryonalem Bindegewebe mit spindelförmigen Zellen. Ueber das ganze Organ sind einzelne grosse Zellen mit grossem, blassen Kerne vertheilt. Bei jenen Keimdrüsen, in denen die strangartige Anordnung der Zellen nicht zu beobachten ist, treten die Züge von embryonalem Bindegewebe zurück, dagegen sind die grossen Zellen

mit den grossen Kernen viel zahlreicher vorhanden (Fig. 294). Die Keimdrüse mit den Zellsträngen hält *Nagel* für die Anlage des Hodens, die Keimdrüse mit den zahlreichen grossen Zellen für die Anlage des Eierstockes; diese Zellen stellen im Hoden die Ursamenzellen, im Eierstocke die Ureier dar. Die Zellstränge wachsen theils durch Vermehrung der eigenen zelligen Elemente, theils durch strangartige Anordnung der übrigen Keimepithelzellen (Fig. 295); Schritt haltend mit der Vermehrung der zelligen Elemente

Fig. 295.



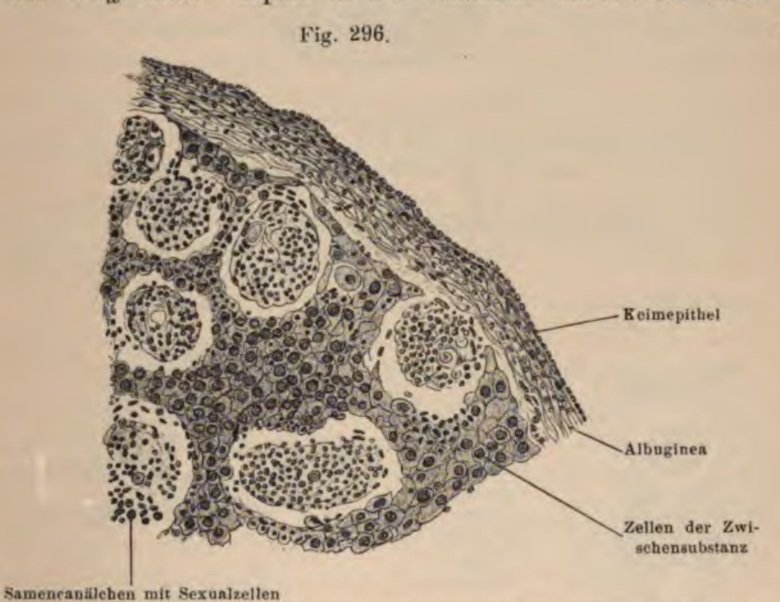
Schnitt durch die Hodenanlage eines menschlichen Embryos von 13 *mm* Länge, nach *W. Nagel.*

wachsen vom Gewebe des *Wolff*'schen Körpers junge Bindegewebszellen in den Keimepithelwulst hinein und führen dicht unterhalb der Wulstoberfläche und zwischen den Zellsträngen zur Ausbildung von embryonalem Bindegewebe. An Embryonen von 18—22 *mm* Länge fand *Nagel* eine deutliche, aus embryonalem Bindegewebe bestehende Albuginea, durch welche die Zellstränge, die späteren Samencanälchen, vollständig von dem nunmehr aus cubischen Zellen bestehenden Oberflächenepithel getrennt werden (Fig. 296). Auf dieser Entwicklungsstufe bestehen die Zellstränge wesentlich aus regelmässig angeordneten, langcylindrischen, nach der Mitte des

Stranges, dem späteren Lumen, spitz zulaufenden Zellen mit einem deutlichen, länglichen Kern. In den Zellsträngen zerstreut sieht man die Ursamenzellen. Sobald die Zellstränge durch das embryonale Bindegewebe vom Oberflächenepithel getrennt sind, wachsen sie durch Vermehrung ihrer eigenen zelligen Elemente (Fig. 297), während das Oberflächenepithel sich nicht mehr an der Vermehrung der Zellstränge betheiligt.

Ein ähnliches Hineinwachsen von embryonalem Gewebe von Seite des *Wolff*'schen Körpers in die Keimdrüse findet auch beim

Fig. 296.



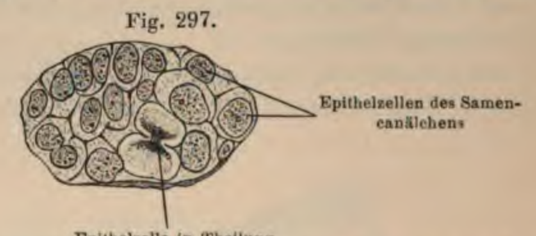
Querschnitt durch den Hoden eines 12 *cm* langen menschlichen Embryos, nach *Nagel*.

Eierstock, freilich viel später und viel langsamer statt; durch die Bildung von Bindegewebe werden die tieferen Schichten der Keimdrüse in die Eifächer zerlegt; zur Bildung einer Albuginea kommt es nicht; die oberste Schichte des Keimepithelwulstes bleibt bis zur Bildung der Primärfollikel in ständiger Verbindung mit den tieferen Zellschichten. Das Wachsthum der zelligen Elemente geschieht vornehmlich an der Oberfläche der Keimdrüse; durch starke Vermehrung der Keimepithelzellen in den oberen Schichten und Umwandlung eines grossen Theiles derselben in Ureier baut sich der Eierstock auf, und durch das Emporwachsen des jungen Binde-

gewebes aus der Tiefe werden die neugebildeten Epithelmassen allmälig in Eifächer zerlegt. Die jüngsten Stufen der Entwicklung findet man somit stets an der Oberfläche der Eierstockanlage.

Die Urnierengänge bilden Röhren, welche an beiden Seiten ziehen und sich gegen das Becken zu einander nähern. Diese Röhren

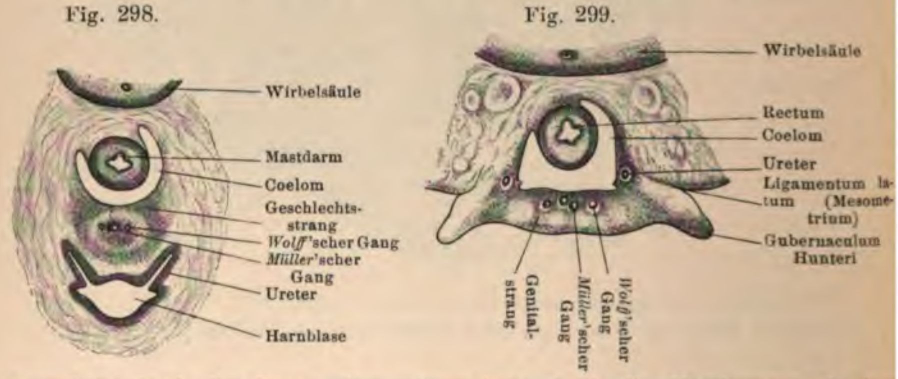
Fig. 297.



Querschnitt eines Samencanälchens aus dem Hoden eines menschlichen Embryos am Ende des zweiten Monates, nach *W. Nagel.*

stellen beim männlichen Geschlechte die Samenleiter (Vasa deferentia) dar, welche eine bindegewebige, mesenchymale Um-

Fig. 298. Fig. 299.



Querschnitt durch den Stamm eines 3·5 *cm* langen weiblichen Embryos, nach *Mihalkovics.*

Querschnitt durch die Mastdarmgegend eines 3·5 *cm* langen weiblichen Embryos, nach *Mihalkovics.*

hüllung besitzen; hinter der Blase vereinigen sich die Samenleiter der beiden Seiten und bilden mit den beiden *Müller*'schen Gängen zusammen einen einzigen Strang (Fig. 298), der nach dem Vorschlage von *Thiersch* als Genitalstrang bezeichnet wird; auf dem Querschnitte zeigt deshalb der Genitalstrang vier Lumina (Fig. 299).

Die Vereinigung der *Müller*'schen Gänge erfolgt bei menschlichen Embryonen zuerst im oberen Drittel des Geschlechtsstranges (siebente

bis achte Woche nach *Mihalkovics*) und schreitet von hier sowohl in distaler, als in proximaler Richtung rasch fort; wenn die Vereinigung erfolgt ist, so liegt das distale Ende sammt den Enden der *Wolff*-schen Gänge in einem kleinen Hügel (*Müller*'scher Hügel) an der hinteren Wand des Urogenitalcanales; in diesem Hügel, der bei beiden Geschlechtern zur Entwicklung kommt, endet der *Müller*'sche Gang eine Zeit lang blind, bevor er durchbricht. Der Durchbruch erfolgt nur beim Menschen und den übrigen Säugethieren in beiden Geschlechtern; bei den übrigen Wirbelthieren kommt beim männlichen Embryo der Durchbruch nicht zu Stande; im männlichen Geschlechte wird der *Müller*'sche Hügel zum Colliculus seminalis, im weiblichen Geschlechte zum Hymen. Das erhaltene distale Ende der *Müller*'schen Gänge wird beim Manne seit *Morgagni* als Sinus prostatae bezeichnet; man nennt es auch Uterus masculinus oder *Weber*'sches Organ; bei männlichen Ziegen ist es besonders gut entwickelt (*Leuckart*), auch beim Esel, Pferd und Delphin trifft man oft gut ausgebildete *Weber*'sche Organe.

Der Samenleiter ist beim Menschen zu Anfang des dritten Embryonalmonates ein hohles Gebilde, das am untersten Ende seitliche Sprossen trägt; diese erscheinen als die erste Anlage der Samenblasen, welche somit ein weitergebildetes Stück der Wandung des Vas deferens darstellen; sie liegen zuweilen an dem Rande des Samenstranges. Die Samenblase liegt anfangs mehr horizontal und wendet sich späterhin nach aufwärts; dadurch, dass die mesenchymalen Gebilde gegen die Epithelien in verschiedener Weise vorwuchern, wird die Oberfläche der Samenblase und damit auch ihr Lumen vergrössert.

In der achten bis neunten Woche des Intrauterinlebens ist bei menschlichen Embryonen der Hoden dem unbewaffneten Auge erkennbar. Der Hoden ist vom *Wolff*'schen Körper bereits getrennt, vom Hoden bis zur Leistengegend verläuft ein Strang, der anfangs zumeist aus Bindegewebszellen besteht und später quergestreifte Muskeln erhält. Dieses Band ist das *Hunter*'sche Gubernaculum; anfangs ist es nach *Bramann* noch nicht im Zusammenhange mit dem Nebenhoden, sondern steht noch im dritten Monate mit dem Samenleiter in Verbindung, geht im vierten Monate mit dem Hoden eine Verbindung ein und erreicht seine volle Ausbildung in der Mitte des sechsten Monates; auf der Oberfläche des Bandes treten

zu dieser Zeit die quergestreiften Muskelfasern auf, die aus den quergestreiften Muskeln des Bauches stammen, durch den Leistencanal der Bauchwand hindurchtreten und sich mit der Aponeurose des M. obliquus abdominis externus vereinigen.

Mihalkovics bestätigt diese Angaben und hebt hervor, dass die Verbindung des Leitbandes mit dem Nebenhoden nicht durch ein nachträgliches Hinwachsen des Hodens in der Längsrichtung zu Stande kommt, sondern nur eine Folge der Verbreiterung seiner Ansatzstelle ist. Im dritten Monate entsteht bei menschlichen Embryonen ein Fortsatz des Peritoneums (Processus vaginalis peritonei) in der Leistengegend und hängt mit dem Leistenband zusammen, und in dem Masse, als sich der Scheidenfortsatz weiter erstreckt und sich vorstülpt, scheint auch das Leitband mit dem Scheidenfortsatze durch den Leistencanal in das Scrotum vorzudringen.

Der Hoden liegt bei den Säugethieren und beim Menschen während des Embryonallebens innerhalb der Bauchhöhle; beim Menschen und bei einigen Säugethieren steigt der Hoden in den Hodensack hinunter (Descensus testiculi).

Nach den Untersuchungen von *Bramann* und Anderen ist das Leitband nicht hohl, wie *Camper* und die älteren Forscher meinten, sondern von Anfang an ein solides Gebilde. *Camper's* Ansicht über den Descensus testiculi ging dahin, dass sich das Leitband verkürze und, da es hohl ist, sich wie ein Handschuhfinger nach aussen umstülpe. *Burdach* und *Brugnoni* führten mechanische Momente als Grund des Absteigens des Hodens an, *Burdach* den Druck der Baucheingeweide und *Brugnoni* den Zug der im Leitbande befindlichen Musculatur. Nach den Untersuchungen von *Cleland*, dem sich auch *Kölliker* und *Mihalkovics* anschliessen, ist der Descensus auf Wachsthumsdifferenzen und auf den durch das Schrumpfen des Bindegewebes im Leitbande bedingten Zug zurückzuführen. Das Leitband hält in seinem Wachsthum vom sechsten Monate an mit den Wachsthumsverhältnissen des Beckens nicht Schritt und wird also bei der Ausweitung des Beckens relativ kürzer. Da nun das eine Ende des Leitbandes an der Haut der Leistengegend und das andere Ende an dem Hoden festgeheftet ist, so wird der Hoden als der verschiebliche Theil nach unten in die Nähe des inneren Leistenringes gezogen und senkt sich in den Processus vaginalis peritonei ein, mit dem er tiefer tritt; während des siebenten Monates gelangt der

Hoden auf den Boden des Processus vaginalis peritonei; im 8. Monate tritt er durch die Bauchmusculatur hindurch (durch den Leistencanal) und im 9. Monate in den Scrotalsack, worauf sich der Leistencanal bei der grössten Zahl der Individuen durch Verwachsung seiner Wandungen schliesst; somit liegt der Hoden in einem von der Bauchhöhle getrennten Hohlraume, dem Hodensacke (Scrotum). Der Theil des Leitbandes, welcher zwischen dem Hoden und dem Grunde des Processus vaginalis peritonei liegt, bildet sich zu einem unscheinbaren Bindegewebsband zurück. Beim Absteigen des Hodens wird die Muskelhülle des Leitbandes eingestülpt und so der Cremaster gebildet.

Bramann macht darauf aufmerksam, dass die beiden Hoden nicht zu gleicher Zeit absteigen; der Descensus erfolgt auf der linken Seite früher als auf der rechten; der Grund für dieses ungleiche Verhalten scheint darin zu liegen, dass die mit Meconium angefüllte Flexura sigmoidea einen Druck auf den linken Hoden ausübt.

Entwicklung der Niere.

Im Allgemeinen zeigt die Niere bei den Amnioten einen gleichen Entwicklungsgang. Beim Hühnchen sieht man schon am dritten Tage der Bebrütung eine dorsalwärts ziehende Ausstülpung des *Wolff*'schen Ganges, welche durch eine weite Oeffnung mit diesem in Verbindung steht.

Kupffer wies als der Erste darauf hin, dass die Ausstülpung aus dem *Wolff*'schen Gange in der Nähe der Cloake stattfinde, und diese Angabe fand durch *Goette, Braun, Balfour, Emery, Wiedersheim, Waldeyer, Kölliker, Golgi, Nagel* etc. ihre Bestätigung. Bei den Säugern ist die Communication zwischen dem *Wolff*'schen Gange und der Nierenanlage nicht so weit wie beim Hühnchen. Der Verbindungsgang, welcher dem Ureter gleichzusetzen ist, zeigt ein enges Lumen, während sein Endstück ziemlich stark aufgetrieben ist und ein höheres Epithel besitzt. An aufeinander folgenden Schnitten kann man sich überzeugen, dass die Oberfläche des Endstückes, welches der Anlage der Niere entspricht und eine einzige Höhle darstellt, Unebenheiten besitzt, welche stellenweise eine gabelförmige, stellenweise einen unregelmässigen Hohlraum zeigen.

Das Substrat der Nierenanlage ist ein mesotheliales Zellenlager, welches einerseits in Form einer Auftreibung blind endigt und andererseits mit dem Sinus urogenitalis durch den *Wolff*'schen Gang verbunden ist. Um diese Anlagen herum finden sich Mesenchymgebilde, die zum guten Theile aus der Hauptmasse der Ursegmente stammen und sowohl die Niere, als auch den Ureter rings umgeben; sie bilden um die Nierenauftreibung herum, wie dies bei Schweinsembryonen deutlich zu sehen ist, bald nach dem Auftreten der höckerigen Oberfläche ein dichteres Gefüge und geben die Anlage der verhältnismässig starken Nierenkapseln der Embryonen. Zu diesem Gebilde ziehen Gefässe aus der Aorta, anfangs nur in Form eines Astes, und vermehren sich mit der Weiterbildung der Nierenanlage. Die Nierenanlage, die im Anfangsstadium als kolbige Erweiterung des Ureters erscheint, zieht sich in die Länge und stellt dann ein längliches Gebilde dar, von dessen Mitte nach einwärts der Ureter abgeht.

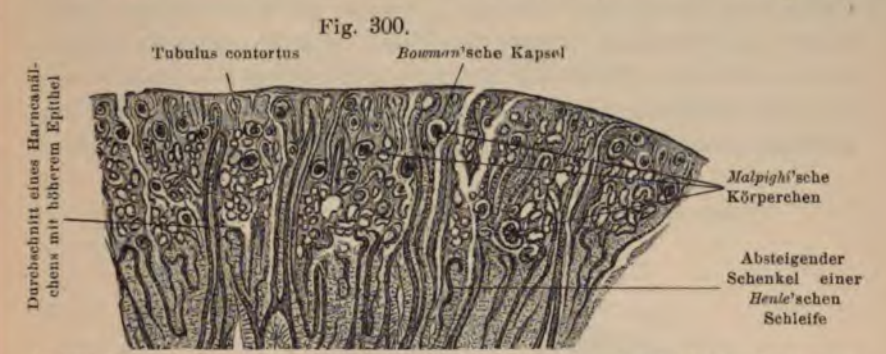
Aus der kolbigen Auftreibung wachsen seitliche Aeste aus, die wieder Abzweigungen geben; auf diese Weise wird die Oberfläche, welche zur Secretion dienen soll, anfangs vergrössert; später finden sich an den Endstücken in der Nähe der Kapsel Einstülpungen, welche einer **S**-förmigen Krümmung ähneln und die Anlage der Epithelschichte der *Malpighi*'schen Körperchen darstellen.

Die beiden Epithellagen umwachsen immer mehr die Gefässe des *Malpighi*'schen Körperchens, bis sie eine doppelwandige Kapsel aus Epithelien bilden, um die sich die aus den Ursegmenten stammenden Mesenchymgebilde herumlagern, welche mit den Epithelien vereinigt die *Bowman*'sche Kapsel des *Malpighi*'schen Körperchens bilden. Die Mesenchymgebilde lagern sich an die Epithelschichte dicht an und geben die Membrana propria der Harnröhrchen und das zwischen den einzelnen Tubuli befindliche Zwischengewebe. Dieses Zwischengewebe ist bei den Embryonen verhältnismässig massenhaft und das Gebiet der secernierenden Nierenoberfläche noch gering. Was die Gefässe betrifft, so hat *Golgi* dargethan, dass die Niere des Embryos anfangs nur wenig Gefässe besitzt, und zwar zumeist nur in Form kleiner Hauptästchen; aus diesen gehen die Gefässe im peripheren Theil des Organes in Form eines Capillarnetzes ab. Das *Malpighi*'sche Körperchen erhält aus den Hauptästen

eine einzelne Schlinge, aus welcher sich später, bis der Glomerulus ausgebildet ist, mehrere Schlingen bilden.

Aus den Endstücken der Röhren, welche die Tubuli recti darstellen, bilden sich zwei Röhrchen, an deren Enden sich je ein

Fig. 300.



Längsschnitt durch die Corticalsubstanz der Niere eines Kaninchenembryos vom letzten Tage.

Malpighi'sches Körperchen entwickelt; diese kurzen Röhren krümmen sich bald und senden gegen die Marksubstanz der Niere eine Schlinge,

Fig. 301.

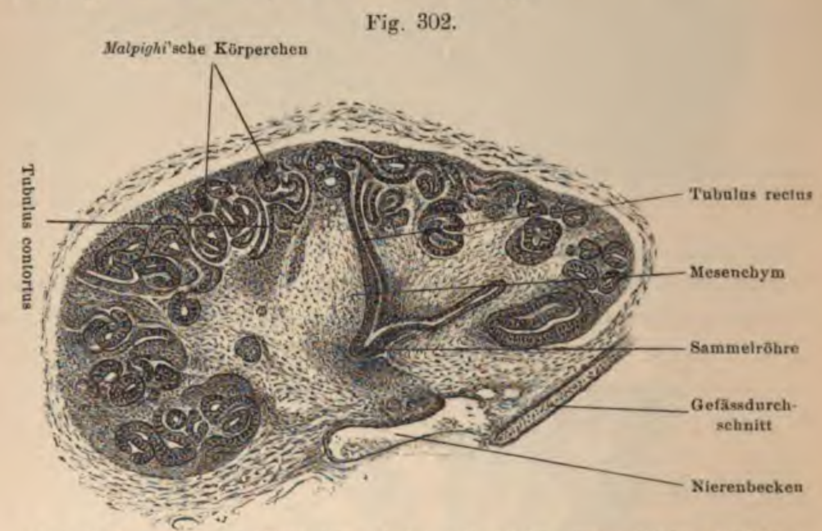


Längsschnitt durch das Nierenbecken eines Kaninchenembryos vom letzten Tage.

die der ersten Anlage der *Henle*'schen Schlinge entspricht. Das Zwischenstück zwischen der *Henle*'schen Schlinge und dem Ursprunge des Röhrchens, welches sich während des Wachsthums mehrfach krümmte, bildet den Tubulus contortus. Als Sammelröhren werden jene Stücke angesehen, welche als erste Ausbuchtungen der Nierenanlage auftreten. Aus diesen ursprünglichen Anlagen gehen

neue Aeste hervor, und mit dem Wachsthum des Embryos schreitet die Neubildung von Knäueln und von Tubuli contorti weiter (Fig. 300). Der ausgeweitete Theil in der Nähe des abziehenden Ureters bildet das Nierenbecken (Fig. 301). *Braun* hat an sehr jungen Eidechsenembryonen Zellstränge gefunden, welche die Nierenanlage durchziehen, und die er als Anlagen der Tubuli contorti ansprach; ähnliche Stränge fanden *Sedgwick* beim Hühnchenembryo und *Wiedersheim* beim Reptilienembryo. *Minot* hält diese Stränge für den Beginn einer Verdichtung des Mesenchyms der Nierenanlage.

Fig. 302.



Querschnitt durch die Niere eines sechswöchentlichen menschlichen Embryos.

Bei menschlichen Embryonen aus der sechsten bis siebenten Woche erscheinen die Nieren als bohnenförmige platte Körperchen von etwa 2 *mm* Länge und liegen hinter dem unteren Theile der Urniere; auf dem Durchschnitte erkennt man bereits die Harncanälchen. Im dritten Monate sind die Tubuli contorti und die *Malpighi*'schen Körperchen bereits ausgebildet; zu dieser Zeit liegt die Niere unterhalb der Nebenniere an der hinteren Bauchwand und ist noch verhältnismässig kleiner als die Nebenniere; erst vom dritten Monate an erfahren die Nieren ein rascheres Wachsthum als die Nebennieren (Fig. 302).

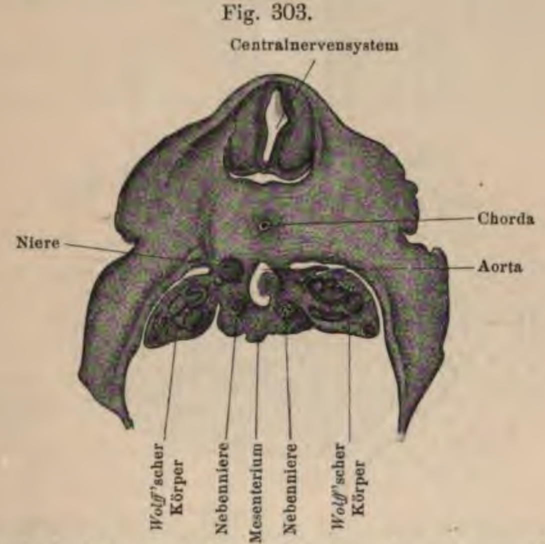
Die höckerige Oberfläche der Nierenanlage führt im weiteren Verlaufe der Entwicklung zur Ausbildung von Lappen an der

Oberfläche des Organes, welche gegen Ende des Embryonallebens immer mehr hervortreten und erst nach der Geburt mit einander verschmelzen; nicht selten bleiben sie auch noch weit in das Extrauterinleben hinein erhalten (Renculi).

Entwicklung der Nebenniere.

In späteren Entwicklungsstadien der Wirbelthierembryonen findet man an der bleibenden Niere ein ziemlich grosses weissliches

Fig. 303.

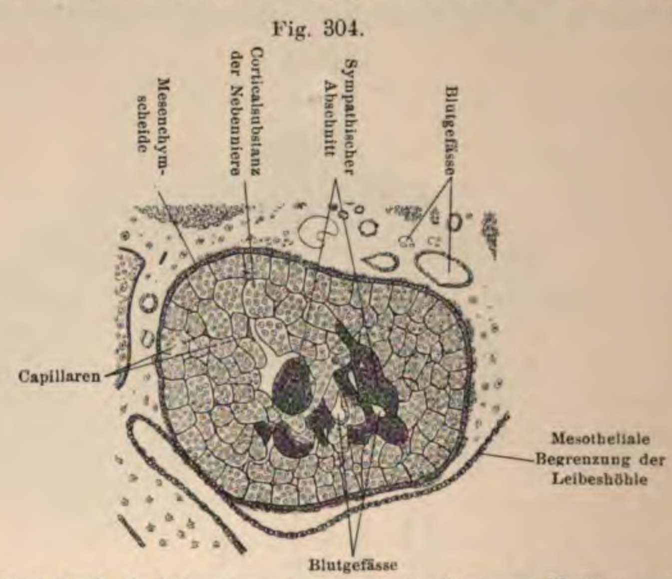


Querschnitt durch die Höhe der Nebennierenanlage eines jüngeren Hundeembryos, nach *v. Brunn.*

Organ (Fig. 303), das anfangs die bleibende Niere an Grösse übertrifft. Ueber die Entwicklung der Nebenniere liegen Arbeiten von *Kölliker, Braun, Balfour, Hoffmann, Janošik, Rabl, v. Brunn, Mitsukuri, Weldon, Inaba, Gottschau* etc. vor. *Balfour* bemerkt, dass die Nebenniere bei den Elasmobranchiern aus zwei getrennten Theilen bestehe; in ähnlicher Weise soll auch bei der Entwicklung eine doppelte Anlage aufzufinden sein. Aus den Strängen des vordersten Abschnittes der Urniere gehen Seitenzweige ab, welche sich isoliert von der Urniere in einer besonderen Weise anordnen und die Corticalsubstanz der Nebenniere bilden. Sobald die Cortical-

substanz angelegt ist, zeigen sich die Seitensprossen (Nebennierenstränge) als solid angelegte Zellmassen; die Marksubstanz der Nebenniere enthält dagegen zellige Gebilde, welche aus den Ganglienmassen des Sympathicus herrühren, und zwar aus einem Abschnitte des sogenannten Grenzstranges. Während sich die Cortical- und Marksubstanz anlegt, betheiligen sich auch die Mesenchymgebilde an der Entwicklung des Organes; die Mesenchymgebilde rühren von jenem Theile der Ursegmente her, welche gegen den Darmtract zu wuchern;

Fig. 304.



Querschnitt durch die Nebenniere eines Kaninchenfötus von 26 Tagen, nach *Mitsukuri*.

mit ihnen ziehen gleichzeitig Gefässverzweigungen an die Nebennierenanlage heran; ein Theil geht in das Innere des Organes zwischen die ursprünglich angelegten Zellstränge aus der Urniere und die Zellen aus dem Sympathicus, ein Theil dichteren Gewebes bildet eine Kapsel um die Nebenniere herum (Fig. 304).

Nach dem dritten Monate des menschlichen Embryonallebens ist die Nebenniere bereits kleiner als die bleibende Niere. Die Zeit der Entwicklung der Nebenniere fällt in die Zeit der Bildung des Sympathicusstranges und des beginnenden Schwundes der Urniere.

Nach *Rabl* entsteht die Nebenniere bei den Vögeln aus zwei verschiedenen Geweben. Die Rindensubstanz entwickelt sich aus den

Vornierencanälchen, indem die distalen Canälchen der Vorniere sich vom Epithel abschnüren und zu geschlossenen Bläschen werden; durch Sprossung sollen aus dem abgeschnürten Epithel neue Zelllagen entstehen, welche sich später abschnüren und die Hauptstränge der Rindensubstanz bilden. Die Marksubstanz der Nebenniere bildet sich aus abgetrennten Ganglienzellen des Sympathicus, die aber grossentheils auf einer embryonalen Stufe zurückbleiben.

Janošik fand beim Kaninchen die Nebennieren schon am elften Tage des Embryonallebens angelegt; *Gottschau* fand die erste Anlage der Nebenniere an Schweinsembryonen bei einer Länge von 9 *mm* und an Kaninchenembryonen von gleicher Länge. *Weldon* beschreibt bei Embryonen von Lacerta muralis mit 21 Ursegmenten die erste Anlage der Nebenniere (»suprarenal blastema«).

Die Harnsecretion des Embryos.

Nach den Untersuchungen von *Englisch, Wiener* und *Preyer* lässt sich nicht daran zweifeln, dass die embryonale Niere functioniere; *Englisch* hat bereits bei fünfmonatlichen menschlichen Föten das Nierenbecken und die Harnblase mit Urin gefüllt und sogar bei Verschluss der Harnwege das Nierenbecken hydronephrotisch erweitert gefunden. *Preyer* sah zu wiederholtenmalen bei nahezu reifen Meerschweinchen, die er aus dem Mutterthier excidierte und sofort decapitierte, die Harnblase prall gefüllt. *Wiener* fand in der Harnblase eines Fötus, dessen Mutter in Folge von Verblutung aus einem geborstenen Schenkelvarix vor dem Beginne der Wehen gestorben war, über 10 cm^3 Harn. Die Untersuchungen von *Gusserow* beweisen, dass die fötale Niere ebenso, wie die Niere des erwachsenen Menschen, Benzoesäure in Hippursäure umwandeln könne. Wir stimmen aber mit *Preyer* damit überein, dass es sich hier nur um den Nachweis handelt, dass die fötale Niere functionsfähig ist, nicht aber, dass sie auch immer thatsächlich functioniere; wir wissen, dass auch andere Organe des Fötus, wie die Lungen, zwar functionsfähig sind, aber sich sogar bis zur Geburt functionslos verhalten.

Virchow spricht ausdrücklich von einer fötalen Harnsecretion und von der Entleerung des Harns in die Blase, und *Bischoff* sprach schon 1842 die Ansicht aus, dass sowohl die Urnieren, als auch die bleibenden Nieren im Fötalleben Urin secernieren.

Was die Secretion der Urniere anlangt, so wird das Secret derselben durch den Urachus in die Allantoisblase geleitet; das Secret enthält Harnstoff, Harnsäure, Allantoin und verschiedene Salze der Alkalien, oft auch Zucker und Eiweiss; es dürfte dies darauf hinweisen, dass beim Fötus die Zersetzung und die Oxydation des Eiweisses ziemlich frühzeitig beginnt.

Der Harn der Neugeborenen, solange sie noch keine Nahrung genossen haben, unterscheidet sich von dem Harn des Fötus nicht wesentlich. Die Harnsäure ist regelmässig unmittelbar nach der Geburt nachweisbar; man fand bei Föten, die kurz vor der Reife geboren wurden, auch Nierensteine aus Harnsäure bestehend. Während man die Eiweissausscheidung des Fötus nachweisen kann, so ist beim Ebengeborenen die Albuminurie normalerweise nicht vorhanden. Nach *Hoppe* enthält der Harn aus der Blase eines todtgeborenen Kindes 0·04% feste Bestandtheile. Der Wassergehalt schwankt nach den Angaben verschiedener Autoren zwischen 95·12% und 99·62%. Die Chlormenge schwankt nach *Dohrn* zwischen 0·02 und 0·3% und scheint von dem Kochsalzgehalte der mütterlichen Nahrung abzuhängen. Von anderen Bestandtheilen wurde Harnstoff regelmässig gefunden, Indican wurde im Harn bei Neugeborenen nicht gefunden (*Senator*).

Uebersicht über die Entwicklung des Urogenitalsystems.

Die Verhältnisse in der Embryonalentwicklung des Nierensystems bei den höheren Wirbelthieren finden ihr Analogon in dem bleibenden Zustande der Excretionsorgane bei Wirbellosen. So entsprechen die segmental angelegten Vornierencanälchen dem Zustande des Excretionssystems bei den Plattwürmern, und die doppelte Anlage des Nierensystems als Vorniere und Urniere lässt sich mit den ungegliederten (longitudinalen) und den gegliederten (transversalen) Excretionsorganen der Gephyreen in Vergleich bringen.

Die Bedeutung, welche die Urniere als Excretionsorgan des Embryos besitzt, findet eine ausgezeichnete Illustration in der Entwicklungsgeschichte der Reptilien, bei denen die Urniere auch nach dem Abschlusse des Embryonallebens durch einige Zeit fortbesteht und neben der eigentlichen Niere in Function bleibt. So schrumpft die Urniere bei den Eidechsen erst nach dem ersten Winterschlaf, also im zweiten Jahre.

Folgendes, nach *Wiedersheim* entworfenes Schema wird die Uebersicht über die Entwicklung des Urogenitalsystems erleichtern:

		Anamnier	Amnioten
Vorniere	Männlich und weiblich	Legt sich bei allen Anamniern an, bleibt aber nicht als bleibendes Harnsystem bestehen.	Legt sich bei sämmtlichen Amnioten an, wird schon im Embryonalleben rückgebildet.
Vornierengang	Männlich und weiblich	Bleibt bei allen Anamniern zeitlebens bestehen und tritt in Beziehung zur Urniere, indem der Vornierengang zum Urnierengang wird.	Bleibt bei allen Amnioten zeitlebens bestehen, wird zum Ausführungsgange der Urniere.
Urniere	Männlich und weiblich	Fungiert bei allen Fischen als Harndrüse; bei Selachiern und Amphibien erhält der vordere (proximale) Theil Beziehungen zum Geschlechtsapparate.	Verliert schon im Embryonalleben die Function einer Harndrüse und verschwindet zum grossen Theil; der Rest geht Beziehungen zum Geschlechtsapparate ein.
	Männlich	Wird im proximalen Abschnitt zum Nebenhoden, der distale Abschnitt fungiert als Urnieren.	Der proximale Abschnitt wird zum Rete testis und den Vasa efferentia testis, zum Kopf des Nebenhodens und zur gestielten *Morgagni*'schen Hydatide; der distale Abschnitt wird zur Paradidymis, der Bauchfellüberzug der Urniere wird zum Mesorchium und Nebenhodenband.

		Anamnier	Amnioten
Urniere	Weiblich	Bleibt als Niere bestehen.	Der proximale Abschnitt wird zum grössten Theile des Parovariums, der distale zum Parophoron. Der Bauchfellüberzug der Urniere wird zum Mesovarium und Ligamentum latum.
Urnierengang (*Wolff*'scher Gang)	Männlich	Bei den meisten Fischen nur Ausführungsgang der Urniere, fungiert bei den Selachiern und Amphibien als Harnsamenleiter.	Der proximale Abschnitt wird zum Körper und Schwanz des Nebenhodens, der distale Abschnitt zum Vas deferens und Samenbläschen.
	Weiblich	Fungiert ausschliesslich als Harnleiter.	Der grösste Theil geht zugrunde; der proximale Theil erhält sich als *Gartner*'scher Canal.
Müller'scher Gang	Männlich	Wird in postembryonaler Zeit rückgebildet, bleibt aber zeitlebens in seiner ganzen Continuität erkennbar.	Wird in seinem proximalen Abschnitte zur ungestielten *Morgagni*'schen Hydatide, in seinem distalen bei Säugethieren zum Uterus masculinus; bei Sauropsiden verschwindet der ganze distale Abschnitt.
	Weiblich	Wird zum Tractus genitalis.	Wird zum Tractus genitalis (Tuba, Uterus, Vagina, Hymen).

		Anamnier	Amnioten
Niere und Ureter	Männlich und weiblich	Fehlt.	Entwickeln sich theils vom distalen Ende des Urnierenganges (Ureter), theils vom caudalen Abschnitte der Urniere aus (secernierende Elemente).
Geschlechtsdrüse	Männlich	Hoden.	Hoden.
	Weiblich	Ovarium.	Ovarium.

Entwicklungsgeschichte des Urogenitalsystems bei den Wirbellosen.

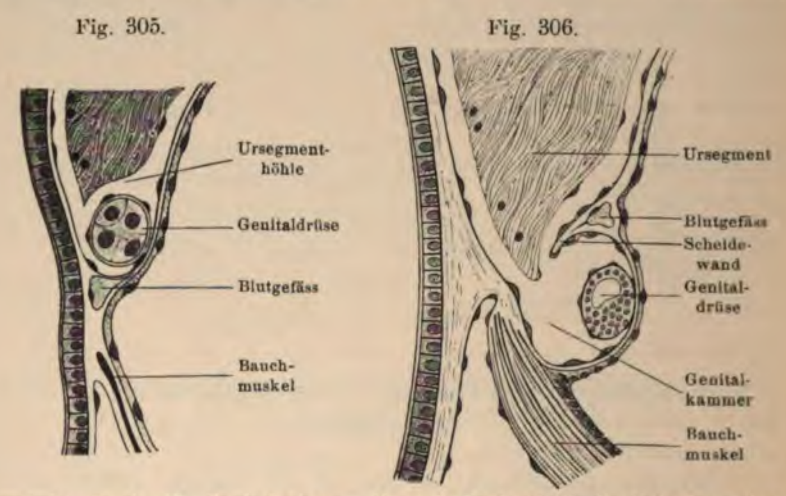
Bei den wirbellosen Thieren ist die Anlage des Urogenitalsystems sehr einfach, entsprechend dem Mangel von verschiedenen Excretionsorganen.

Am Amphioxus fand *Hatschek* in späteren Larvenstadien auf der linken Seite ein Organ in Gestalt eines mesodermalen Trichters und eines Canales, der vor der Mundöffnung gelegen ist. Später verlängert sich das Organ nach hinten und findet sich an dem ausgebildeten Thiere als ein unter der Chorda verlaufender Strang; *Hatschek* fasst dieses Organ als Niere (Nephridium) auf.

Die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei dem Amphioxus wurde von *Boveri* näher studiert. Von den Ursegmenten schnüren sich Theile ab und werden zu den sogenannten Genitalsäckchen. Die Untersuchung der Genitalanlage in den jüngsten Stadien lässt erkennen, dass sie als ein modificiertes Epithel an der vorderen Wand jedes Ursegmentes aufzufassen ist, welches sich bruchsackartig in die Höhle des vorhergehenden Ursegmentes vorstülpt und zu einem

Knötchen wird, das anfangs solid ist, später mit einem Lumen versehen wird und sich allmälig mit der medialen Wand des Ursegmentes verlöthet. Die Genitalanlage liegt in diesem Stadium noch in der Ursegmenthöhle (Fig. 305). Die Abschliessung des Genitalorganes gegen die Ursegmenthöhle erfolgt durch die Ausbildung einer Falte im Inneren derselben (Fig. 306).

Boveri beschrieb im Bereiche des Kiemendarmes Nierencanälchen welche in den die Kiemen umgebenden Peribranchialraum einmünden;



Querschnitt durch die Genitalanlage eines 8 *mm* langen Amphioxus, nach *Boveri*.

Querschnitt durch die Genitalanlage eines 13 *mm* langen Amphioxusembryos, nach *Boveri*.

jedes Canälchen trägt zwei Aeste, welche mit Trichteröffnungen in den subchordalen Coelomraum münden; in der Umgebung desselben liegen rundliche, stark lichtbrechende Zellen, die sich mittelst frei durch die Leibeshöhle ausgespannter Fäden mit den Trichteröffnungen verbinden (Fadenzellen); in der Umgebung dieser Canälchen (Nephridialcanälchen) bilden die oberen Enden der Kiemengefässe durch Anastomosierung ein Gefässgeflecht (Glomerulus). *Boveri* betrachtet diese Canälchen als Homologa der Vornierencanälchen und den Peribranchialraum von Amphioxus als das Homologon des Vornierenganges. Es ist nach *Heider* nicht unmöglich, dass diese von *Boveri* beschriebenen Nephridialcanälchen mit dem von *Hatschek* beschriebenen Nephridium übereinstimmen.

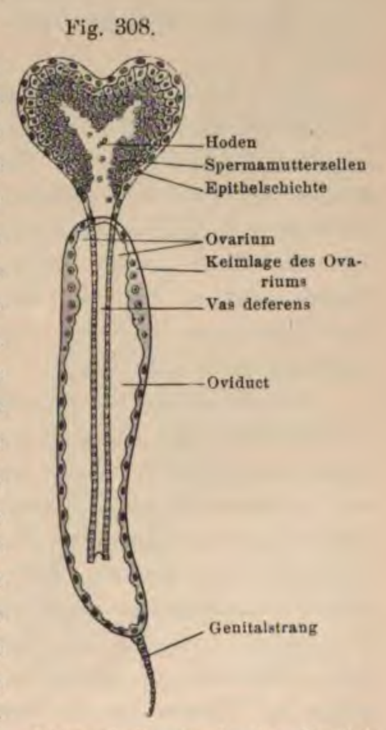
Der nahe Zusammenhang, der in der Entwicklung der Harn- und der Genitalorgane besteht, zeigt sich auch in der Entwicklungsgeschichte der Ascidien; die Anlagen der Nieren und der Geschlechtsorgane liegen neben einander dorsal der Darmschlinge aufgelagert. Beide sind Anhäufungen von Mesodermzellen (Mesenchymzellen), welche im Inneren einen Hohlraum erhalten und so zu Nierenbläschen werden; diese enthalten anfangs nur seröse Flüssigkeit, später auch Harnconcremente. Die blasenförmige Anlage der Genitaldrüsen (Fig. 307) ist zweigeschlechtlich; erst allmälig theilt sie sich durch eine transversale Einschnürung in eine Anlage des männlichen und in eine Anlage des weiblichen Genitales; der ventralwärts gelegene Theil wird zum männlichen Geschlechtsorgane, dessen Ausführungsgang anfangs in die weibliche Genitalblase einmündet (Fig. 308). Erst später trennen sich beide Canäle von einander und münden gesondert in die Cloake ein. In dem weiblichen Keimepithel, das sich am blinden Ende der Genitalblase entwickelt, lassen sich frühzeitig die Eier von den umgebenden indifferenten Zellen unterscheiden und erscheinen von diesen Zellen als den Follikelzellen umhüllt; bei ihrem Wachsthum rücken sie mit ihren Follikeln in das umgebende Stroma, so dass sie schliesslich wie die Beeren einer Traube nur durch einen dünnen Aus-

Fig. 307.



Genitalsäckchen von Perophora Listeri (Tunicaten), nach *van Beneden* und *Julin*.

Fig. 308.



Längsschnitt durch das Genitalorgan in der Knospe von Perophora Listeri (Tunicaten), nach *van Beneden* und *Julin*.

führungsgang des Follikels mit dem Ovarialepithel zusammenhängen.

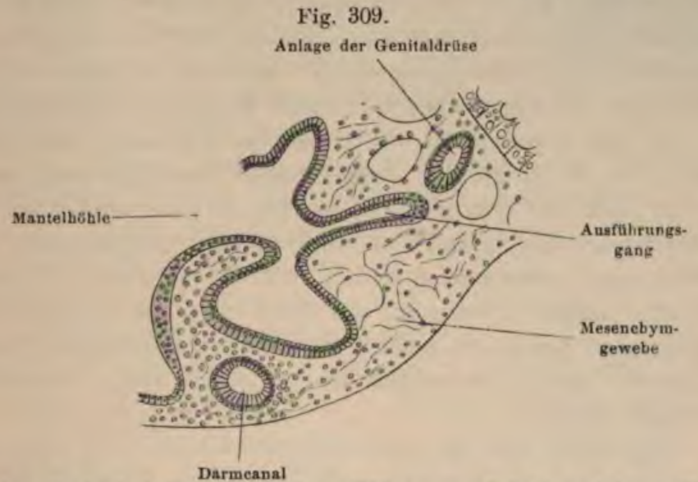
Bei den Gastropoden wird anfänglich eine Urniere und erst später eine bleibende Niere angelegt. Die Urnieren entstehen aus Mesodermzellen, welche sich paarig hinter dem Wimperkranz (Velum) zu Häufchen anordnen und ein Lumen erhalten. Diese entstandene Blase streckt sich etwas in die Länge, wird so zu einem kurzen Schlauche, verschmilzt mit dem äusseren Keimblatte und gewinnt dadurch nicht weit hinter dem Velum eine Oeffnung nach aussen; später stülpt sich das Ektoderm zu einer tiefen Grube ein, deren Innenfläche mit Wimpern besetzt ist und mit der primären Leibeshöhle zu communicieren scheint. Am inneren Ende setzt sich an die Urnieren ein Bündel von Spindelzellen an, die bis an das Ektoderm heranreichen und den Urnieren als Aufhängebänder dienen. Häufig erscheinen die Urnieren mit stark lichtbrechenden Concretionen erfüllt.

Bei den Pulmonaten tritt unter der dorsalen Partie des Velums jederseits eine auffallend grosse Mesodermzelle auf, welche den Hauptbestandtheil der Urniere zu liefern hat und Vacuolen besitzt. Mit der Verlängerung der Zelle verlängert sich auch die Vacuole und stellt somit den intracellulär entstandenen Urnierencanal dar; die Urnierenzelle vereinigt sich mit einigen benachbarten Mesodermzellen, und der Canal gewinnt durch Verbindung mit dem Ektoderm, das ihm eine Einstülpung entgegensendet, eine Oeffnung nach aussen.

Die bleibende Niere entsteht bei den Gastropoden ebenso wie die Genitalanlagen aus dem Pericardialsacke. Die Nieren werden paarig angelegt; die linke Niere schwindet bald, die rechte Niere wird sackförmig und verbindet sich zur Bildung des Ausführungsganges mit dem Ektoderm. Bei Paludina senkt sich vor der Mantelhöhle ein Gang ein (Fig. 309), der zwei gegen die Nierenanlagen gerichtete Ausstülpungen zeigt; die linke Ausstülpung ist viel kleiner als die rechte, entsprechend der bald erfolgenden Rückbildung der linken Nierenanlage. Bei Helix pomatia mündet die embryonale Niere neben der Urniere in eine Vertiefung des Körpers, welche eine Anlage der Athemhöhle darstellt; mit der Vertiefung der Athemhöhle differenziert sich der drüsige Theil der Niere und der primäre Ureter, welche im hinteren Abschnitte der Lungenhöhle in eine

breite Rinne übergeht, die den ganzen Athemraum durchzieht und erst beim Athemloch endigt. Die Rinne ist mit Cylinderepithelzellen

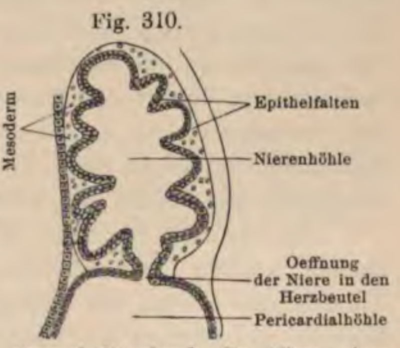
Fig. 309.



Theil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo von Paludina vivipara (Gastropoden), nach *v. Erlanger*.

besetzt, während die übrige Athemhöhle Plattenzellen trägt. Später schliesst sich die Rinne durch Zusammenlegen und Verwachsen der Ränder und wird zum secundären Ureter, der in der Nähe des Afters ausmündet. Ein secundärer Harnleiter kommt nur den sogenannten Nephropneusten zu. Beim weiteren Wachsthum der Niere erhebt sich ihr Epithel faltenartig nach innen, so dass die Niere durch Lamellen in Räume getrennt erscheint (Fig. 310).

Fig. 310.



Querschnitt durch die Niere eines ziemlich reifen Paludinaembryos (Gastropoden), nach *v. Erlanger*.

Die Anlage der Genitalorgane beginnt, wie *v. Erlanger* an Paludina vivipara nachgewiesen hat, in einem Stadium, in dem die Urniere noch voll functioniert, als rundliche Ausbuchtung des Pericardialsackes in der Nähe der ursprünglichen linken Nierenanlage, welche, wie oben erwähnt, bald zum Schwinden kommt; der rudi-

mentäre Ausführungsgang der linken Nierenanlage wird zum Genitalgange und verbindet sich mit der bläschenförmigen Anlage der Keimdrüse; an der Verbindungsstelle entwickelt sich beim weiblichen Individuum die Anlage der Eiweissdrüse in Form von 8—12 schlauchförmigen Ausstülpungen, die mit dem Ovarium durch ein kurzes, dem Mesoderm entstammendes Rohr in Verbindung steht.

Bei den Pulmonaten, welche hermaphroditische Genitalorgane besitzen, ist die Keimdrüse mesodermalen Ursprungs und vereinigt sich mit dem ektodermalen Genitalgang (Ovoseminalduct). Die Entstehung des männlichen und des weiblichen Ganges erfolgt durch Spaltung einer gemeinsamen Anlage, wie wir dies auch bei manchen Wirbelthierclassen in Bezug auf den *Wolff*'schen und den *Müller*'schen Gang gesehen haben, die Leitung der Geschlechtsproducte geschieht eine Strecke weit in demselben Gang, und erst später trennen sich die Genitalgänge.

Das Nierenorgan der Lamellibranchiaten (*Bojanus*'sches Organ) legt sich aus Mesodermzellen hinter dem Pericardialbläschen in Form eines mit dem Pericardialbläschen communicierenden Schlauches an, der an dem unteren Ende mit dem Ektoderm verschmilzt und an dem oberen Ende (bei der Mündung in das Pericardialbläschen) Flimmerepithel trägt; allmälig legt sich der Nierenschlauch in mehrere Windungen und zeigt drei Abschnitte, einen kurzen flimmernden, einen langen drüsigen und einen ausführenden Abschnitt; der ausführende Abschnitt, der beim Embryo kein Flimmerepithel trägt, erhält die Flimmerung, wenn der Ausführungsgang der Genitalorgane in sein Ende einmündet. Die Anlagen der Geschlechtsdrüsen liegen nach *Ziegler* als ziemlich umfangreiche Zellanhäufung dicht unter der Wendung der Pericardialbläschen.

Bei den Arthropoden zeigt sich deutlich, dass das Mesoderm ähnlich wie bei den Vertebraten das Material zum Aufbau der Nierenorgane liefert; die Nephridien dieser Thiere werden aus den Ursegmenten angelegt; die Schalen- und Antennendrüse der Crustaceen, die Coxaldrüsen von Limulus und die Coxaldrüsen der Arachnoiden, welche ebenfalls aus dem Mesoderm stammen, sind wahrscheinlich als Nephridien anzusehen. Aus dem Materiale der Ursegmente entwickeln sich auch die Geschlechtsdrüsen als eine Wucherung des Epithels der Coelomsäcke (Peritonealepithel). Bei einigen Arthropoden (Peripatus und Myriopoden) wird der Rest der Coelomhöhle

zur Genitalhöhle, so dass die vom Peritonealepithel gelieferten Geschlechtsproducte in die Genitalhöhle und von da nach aussen gelangen. Die Genitalgänge werden aus den Nephridien gebildet; die zur Bildung der Genitaldrüsen verwendeten Ursegmente verschmelzen mit demjenigen Ursegmentpaare, durch dessen Auswachsen die Genitalgänge geliefert werden.

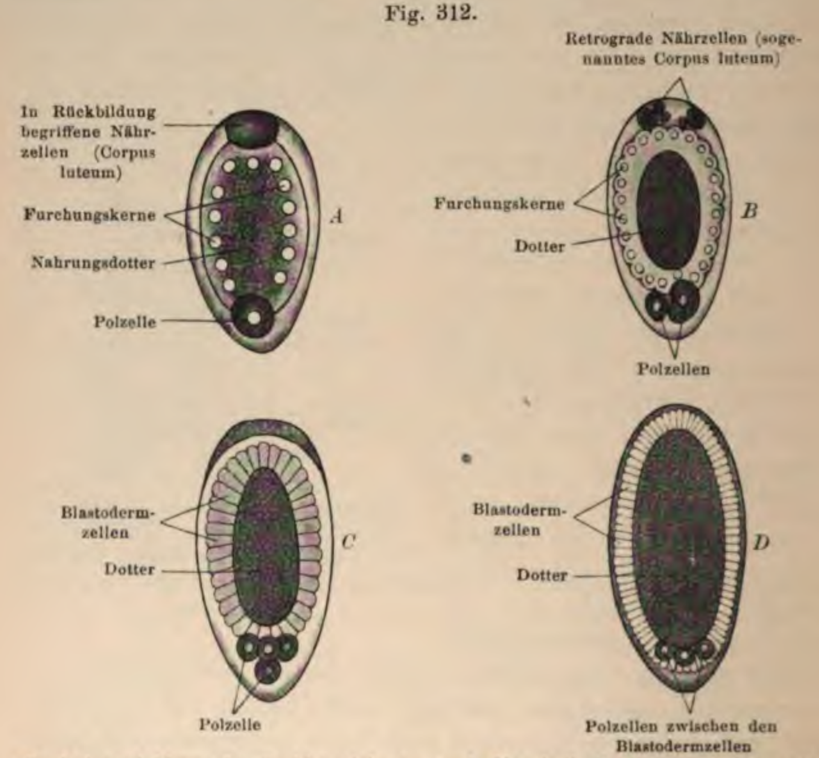
Nach *Heymons*, der an Phyllodromia germanica ausführliche Untersuchungen über die Entwicklung der Genitalorgane bei den Insecten anstellte, lassen sich bereits in früheren Stadien der Embryonalentwicklung unter den Mesodermzellen die histologisch anders differenzierten Genitalzellen erkennen; sie sind grösser und zeigen einen schwach tingierbaren Kern mit deutlichem Nucleolus. Die Genitalzellen liegen meist an der gegen den Nahrungsdotter gewendeten Oberfläche der Mesodermschichte, und zwar an der Segmentgrenze; nach vollendeter Ausbildung der Coelomsäcke liegen die Genitalzellen in den Dissepimenten, welche die auf einander folgenden Coelomsäcke von einander trennen, und rücken allmälig in das Innere der Coelomsäcke und von da an deren Dorsalwand; sie vermehren sich durch beständige Umwandlung von Mesodermzellen und stellen eine von vorne nach hinten verlaufende continuierliche Reihe dar (Fig. 311). Die Genitalanlage besteht dann aus einem jederseits in der Dorsalwand der Ursegmente gelegenen Zellstrang, der sich vom zweiten bis in das siebente Bauchsegment fortsetzt; an dessen Bildung betheiligen sich neben den Genitalzellen auch andere unveränderte Mesodermzellen, welche der dorsalen Wand des Coelomsackes entstammen, sich dicht an die Genitalzellen anlegen und zum Follikelepithel der Eiröhren werden; die Genitalzellen liefern die Eizellen. Beim Männchen bilden sich vier Häufchen von Genitalzellen aus, welche von Epithelzellen umgeben werden und die Anlage der Hodenfollikel bilden. *Nussbaum* fand, dass der

Fig. 311.

Sagittaler Längsschnitt durch den Abdominaltheil eines Keimstreifens von Phyllodromia germanica nach Beendigung der Ursegmentbildung, nach *Heymons*.

grösste Theil des Genitalausführungstractes ektodermalen Ursprungs sei; Uterus, Vagina, Receptaculum seminis, Ductus ejaculatorius, Penis und sämmtliche Anhangsdrüsen sollen sich aus dem Hautepithel entwickeln, ursprünglich in paariger Weise, und nur die Oviducte und die Vasa deferentia gehen aus Mesodermgebilden hervor.

Fig. 312.

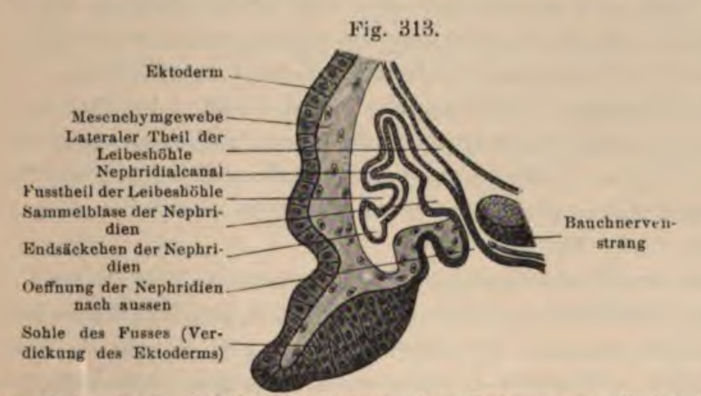


Genitalentwicklung der Cecidomyialarve, nach *Metschnikoff*. *A* Ablösung einer Zelle am oralen Pole; *B* Theilung der Polzelle in zwei Zellen; *C* Viertheilung der Polzellen; *D* Eindringen der Polzellen in das Innere des Embryos.

Besonders interessant ist die Entwicklung der Genitalanlage bei den Dipteren und den Aphiden; unter den Dipteren ist besonders die Entwicklung der Cecidomyalarven von *Metschnikoff* und *Leuckart* studiert worden. Bei den Dipteren wird die erste Anlage der Genitaldrüse durch die sogenannten Polzellen repräsentiert. Noch vor der Ausbildung der Blastula löst sich am oralen Pole des Eies eine ziemlich grosse, körnchenreiche Zelle ab, die sich in zwei und dann

in vier Polzellen spaltet; diese Polzellen rücken nach Ausbildung der Blastula zwischen die Blastulazellen hinein und hierauf in das Innere des Embryos, wo sie sich in zwei symmetrische Gruppen anordnen, welche zur Genitalanlage werden (Fig. 312). Auch bei den Aphiden geht nach *Balbiani* und nach *Witlacil* die Genitalanlage aus einer einzigen Zelle hervor, bildet anfangs eine rundliche Zellengruppe im Inneren des Embryos, die allmälig hufeisenförmig wird und in kleinere Gruppen zerfällt, die sich symmetrisch an den Seiten des Körpers als Ovarialröhren anordnen; ihre Ausführungsgänge verschmelzen zu einem gemeinsamen Eileiter und vereinigen sich mit einer vom Ektoderm entgegenkommenden Ausstülpung.

Fig. 313.



Querschnitt durch die Nephridialanlage eines Embryos von Peripatus capensis (Onychophoren), nach *Sedgwick*.

Bei den Onychophoren (Peripatus capensis) geht die Nierenanlage aus dem lateralen, in die Basis der Extremitäten eingelagerten Theile der Ursegmente hervor, indem die Ursegmentmasse einen zipfelförmigen Ausläufer gegen die Ventralseite hintreibt, der mit dem Ektoderm verschmilzt und so ein Nephridium darstellt (*Sedgwick*), dessen Canal in eine blinde Erweiterung, das Endsäckchen, ausgeht; in den unteren Segmenten weitet sich das Endsäckchen zu einer Art Harnblase aus (Fig. 313).

Bei den Arachnoideen hat man die sogenannten Coxaldrüsen als Nephridien angesehen. Bei den Scorpionen scheinen sie nur im Embryonalzustand einen Ausführungsgang zu besitzen, während sie bei den eigentlichen Spinnen noch nach dem Ausschlüpfen nach aussen münden. Nach *Sturany* öffnen sich die Coxaldrüsen

nicht in die Leibeshöhle; sie sollen aus dem somatischen Blatte des Mesoderms hervorgehen.

Ueber die Genitalorgane der Arachnoideen liegen nur wenige Arbeiten vor. *Kowalewsky* und *Schulgin* leiten sie vom splanchnischen Blatte des Mesoderms ab; sie erscheinen kurz vor der Geburt als röhrenförmige, nach innen sich erweiternde Gebilde im ersten Abdominalsegmente des Embryos; an der Bildung der Geschlechtsdrüsen nimmt ein Abschnitt des Peritoneums Antheil. Das erste Abdominalsegment ist das Genitalsegment, dessen Erhebungen die Genitalöffnungen tragen (Genital-Opercula). Jedenfalls wird der Genitalapparat vom Mesoderm geliefert, und nur die Communication mit der Aussenwelt wird durch eine Ektodermeinstülpung bewirkt.

Ein Homologon der Coxaldrüsen der Arachnoideen scheint die von *Pachard* gefundene »ziegelrothe Drüse« der Paläostraken (Simulus moluccanus) zu sein; diese Drüse, welche bei den ausgebildeten Individuen einer äusseren Mündung entbehren soll, stellt ein Convolut von vielfach anastomosierenden Schläuchen dar, die einen längsverlaufenden Körper und vier nach den Seiten sich erstreckende Zipfel erkennen lässt.

Auch die Excretionsorgane der Crustaceen, die Antennendrüse und die Schalendrüse, stammen aus dem Mesoderm. Nach *Grobben* muss man an der Antennendrüse zwei Abschnitte unterscheiden, ein Endsäckchen und einen mehrfach verschlungenen Ausführungsgang. *Weldon* hat bei Palaemon serratus ein ziemlich compliciertes Harnorgan beschrieben; er fand vor der Geschlechtsdrüse einen grossen, mit der übrigen Leibeshöhle nicht communicierenden Coelomsack, der nach vorne durch zwei nach rechts und links abgehende Nephridialcanälchen mit der Harnblase zusammenhängt; die Harnblase ist durch fünf Canälchen mit dem einem *Malpighi*'schen Knäuel entsprechenden Endsäckchen verbunden. Auch die Genitalorgane der Crustaceen stammen aus dem Mesoderm. Bei Cetochilus fand *Grobben* paarige Genitalanlagen, die sich erst später zu einer einzigen Anlage vereinigen. Jede Geschlechtsanlage besteht aus den grossen eigentlichen Genitalzellen und aus angelagerten Mesodermzellen, welche die Hüllen und die Ausführungsgänge geben.

Bei den Anneliden geht nach *Hatschek* die Bildung der Segmentalorgane von der Kopfniere aus, welche mesodermalen Ursprungs ist. Während die Kopfniere zugrunde geht, gelangen die

übrigen Segmentalorgane zur Ausbildung. Bei einigen Anneliden gehen sämmtliche Segmentalorgane aus einer strangförmigen, in der ganzen Länge des Körpers verlaufenden Vertiefung des somatischen Blattes hervor; aus dieser Verdickung entstehen segmentweise schleifenförmige Abtheilungen, die Anlagen der Nephridien erhalten ein Lumen, öffnen sich vor ihrem Segment durch den späteren Trichter in die Leibeshöhle und verschmelzen schliesslich an ihrem hinteren Ende mit der Ektodermwand zur Bildung der Ausmündung. Trichter und Nephridialgänge entstehen getrennt. Die Geschlechtsdrüse entsteht als Wucherung des Peritonealepithels, hebt sich in Folge einer raschen Vermehrung der Zellen bald vom Peritoneum ab und nimmt allmälig ihre definitive Gestalt an. Die Genitalproducte lösen sich einzeln los und machen ihre weitere Ausbildung frei in der Leibeshöhle durch, oder sie gelangen, wie die Hodenzellen der Regenwürmer, in besondere Blasen (Samenblasen). Die Genitalwege werden als modificierte Segmentalorgane angesehen; sie entstehen in ähnlicher Weise wie die Nephridien selbst, nur bildet sich nach *Vejdowsky* der Trichter früher als bei den eigentlichen Segmentalorganen.

Bei den Hirudineen kommen provisorische Excretionsorgane vor, die als anfangs einreihige, später mehrreihige Zellwucherungen beginnen und sich später zu zwei Canälen differenzieren, die sich dann wieder mit einander vereinigen. Bei der Verwandlung der Larve in den fertigen Blutegel wird die Urniere rückgebildet, und an ihre Stelle treten die definitiven Segmentalorgane.

Entwicklung der äusseren Genitalien.

Von den äusseren Genitalien, welche im Allgemeinen als Copulationsorgane dienen, sind bei den Fischen nicht einmal Spuren nachzuweisen. Nur beim Männchen von Petromyzon findet sich ein ausstülpbarer Penis, von dem allerdings noch nicht bekannt ist, ob er als Copulationsorgan verwendet wird. Bei den männlichen Selachiern sind gewisse Abschnitte der Bauchflosse zu Copulationsorganen umgestaltet und führen nach *Petri* den Namen der Pterygopodien. Bei einigen Selachiern liegt die Papille, in welche die Samenleiter einmünden, in der Cloake und ist vorstülpbar. Bei manchen Amphibien dient eine vorstülpbare Cloake als Begattungs-

organ. Die männlichen Schlangen haben zwei erectile Organe, die unter der Haut des Schwanzes liegen; bei den weiblichen Schlangen sind diese Organe nur wenig ausgebildet. Bei den Krokodilen und den Schildkröten findet man schon echte Corpora cavernosa. Der Penis der Hühnervögel und Schwimmvögel stellt ein Rohr dar, welches durch ein elastisches Band zurückgezogen werden kann.

Die Säugethiere besitzen sämmtlich eigene Copulationsorgane, die aus dem Genitalhöcker entstehen. Bei den Monotremen wird der Penis von einer sackförmigen Hülle umgeben.

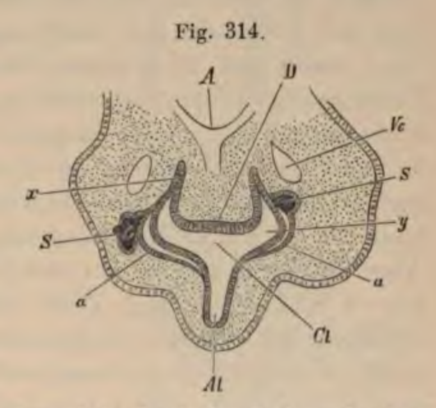
Alle diese verschiedenen Gebilde, welche der äusseren Fläche des Körpers als Genitalgebilde anhängen, sind nicht rein mesodermalen Ursprungs, sondern sind aus ektodermalen und aus mesodermalen Elementen zusammengefügt. Die Ektodermgebilde geben sämmtliche Epithelformationen und Nervenendigungen des äusseren Genitales; aus dem Mesoderm stammen alle übrigen Gebilde und die Gefässe.

Bei Forellenembryonen sieht man in jenem Entwicklungsstadium, in welchem die Genitalgänge noch getrennt verlaufen, auf Querschnitten ein Aneinanderrücken der Genitalgänge gegen das Ende des Darmtractus hin. Endlich liegen sie so nahe, dass die Wandungen des rechten und des linken Ganges einander berühren, die Scheidewand fällt fort, und es erscheint ein gemeinsamer Gang, welcher dorsalwärts breiter ist, ventralwärts aber sich allmälig verändert; dieser Gang ist von dem ventralwärts liegenden Darme getrennt. Schliesslich kommt man im untersten Theile, in der Nähe der Mündung des Darmes nach aussen, in eine Höhle, in welcher sich der Darmcanal anfangs durch eine schmale, später durch eine weitere Oeffnung mit der Vereinigungsstelle der beiden Genitalgänge verbindet.

Diese gemeinsame Ausmündung der Genitalgänge und des Darmcanales wird als Cloake bezeichnet. Der dorsalwärts gelegene Abschnitt besitzt ein niedriges Epithel und stellt die Regio urogenitalis dar, während der ventralwärts gelegene Theil ein höheres Epithel besitzt und die Regio intestinalis bildet. Bei den Embryonen von Mustelus laevis und von Torpedo marmorata erscheint die Bildung der Cloake in gleicher Weise; dort, wo die Geschlechtsgänge in die Cloake einmünden, erhebt sich eine leistenförmig vorspringende Papille.

Bei den höheren Wirbelthieren, welche eine Allantois besitzen, stülpt sich aus der vorderen Wand des Schwanzdarmes die Allantois aus, welche durch einen Stiel mit der Cloake verbunden ist; das proximale Endstück des Stieles nimmt den *Wolff*'schen und den *Müller*'schen Gang auf, gehört in das Bereich der Cloake und wird Sinus urogenitalis genannt. Dieser Sinus spielt bei der Bildung der äusseren Genitalien eine grosse Rolle, da die verschiedenen Hohlräume, welche an den äusseren Genitalien auftreten, aus ihm hervorgehen. Bald vereinigen sich der Sinus urogenitalis und der Enddarm mit einander und bilden die Cloake, welche bei einigen Thierclassen (Amphibien, Reptilien, Vögeln, Monotremen) dauernd während des ganzen Lebens besteht, bei anderen aber (den höheren Säugethieren und dem Menschen) sich nur während des Embryonallebens erhält. Beim Menschen bleibt die Allantois sehr klein und ist eine solide Masse, welche einen Hohlraum nur an jener Stelle besitzt, an der sich der Sinus urogenitalis ausbildet. Es wird auch beim Menschen die Cloake so gestaltet, wie bei den übrigen Thieren, dass wir einen Abschnitt für die Ausführung der Fäcalmassen und einen zweiten Abschnitt, den Sinus urogenitalis, unterscheiden müssen. Letzterer hat während des Embryonallebens die Harnflüssigkeit, aber nicht die Producte der Genitaldrüsen aufzunehmen, da zu dieser Zeit die Genitalproducte nicht nach aussen geleitet werden.

Fig. 314.



Querschnitt durch das Beckenende eines Hühnerembryos von 99 Stunden, nach *Waldeyer*. *A* Aorta; *Vc* Vena cardinalis; *S* hinteres Ende des Peritonealsackes mit einem Theile des Peritonealepithels; *Cl* Cloake; *y* hinteres Ende der *Wolff*'schen Gänge, in die beiden Cloakenschenkel übergehend; *a* Keimepithel; *Al* Allantois; *x* Nierencanal aus dem Beckenende des *Wolff*'schen Ganges hervorgehend; *D* Ausbiegung der dorsalen Cloakenwand.

An der Stelle, wo die Genitalgänge in die Cloake einmünden, findet man bei den höheren Wirbelthieren einen in das Cloakenlumen hineinragenden Vorsprung. Die zu beiden Seiten derselben

befindlichen, dorsalwärts ziehenden Ausstülpungen werden als Cloakenschenkel bezeichnet (Fig. 314).

Die Regio urogenitalis liegt bei den Fischen mehr dorsalwärts, während sie bei den eine Allantois besitzenden Vertebraten ventralwärts liegt.

Ueber die erste Anlage der Allantois werden wir noch an anderer Stelle näher sprechen. Hier kommt nur jener Theil der Allantois in Betracht, welcher innerhalb des embryonalen Körpers liegt und vom Anus aus, beziehungsweise von der Cloake bis zum Nabel reicht und in späteren Stadien der Entwicklung, wenn die Leibeswand des Embryos geschlossen ist, an der inneren Bauchwand zu finden ist. Der caudale Abschnitt der Allantois stellt eine spindelförmige Blase dar, während der übrige bis zum Nabel reichende Theil einen rundlichen oder plattgedrückten Strang bildet, der während eines Theiles des Embryonallebens hohl bleibt. Der spindelförmige Abschnitt stellt uns die aus der Allantois hervorgegangene Harnblase und der übrige Theil den offenen Urachus dar; der Hohlraum des Urachus verschwindet später, so dass ein Band übrig bleibt, in welchem manchmal noch kleine Hohlräume aufzufinden sind (Ligamentum vesico-umbilicale medium). Die Scheidung in Blase und Urachus erfolgt beim menschlichen Embryo schon im zweiten Monate.

Der Urachus zeigt auf dem Querschnitte das Epithel des Entoderms, das sich auch in der Harnblase findet. In der Harnblase wird aus der ursprünglich einzelligen Lage später eine mehrzellige und wird von den Zellen des Mesenchyms umgeben; diese Mesenchymzellen gehen aus den bis zu dieser Stelle reichenden Zellen der Ursegmente hervor und ziehen bis in die Allantois; mit ihnen ziehen Gefässe und jene Elemente, welche sich zu den spindelförmigen Muskelfasern umgestalten. Das Epithel (Peritonealepithel), welches die Harnblase oder den Urachus äusserlich bedeckt, stammt aus dem Epithel des somatischen Blattes, welches die Allantois aussen überzieht.

Die Oeffnung der Cloake erfolgt nicht am hintersten Ende des Schwanzdarmes, sondern vor demselben; sie entspricht nicht dem Urmunde, da dieser in die Bildung des Canalis neuroentericus einbezogen wird, indem ihn die Medullarwülste überbrücken und die Bildung eines Canales veranlassen, welcher dorsalwärts in den Hohl-

raum des Nervensystemes und ventralwärts in den Hohlraum des Darmcanales übergeht; am Schwanzende des Embryos erscheinen sie demnach durch ein gekrümmtes Zwischenstück in offener Verbindung.

Der bleibende Anus entsteht ventralwärts von diesem Zwischenstück aus einer Erhöhung des Ektodermepithels, welche eine Vertiefung begrenzt; in der Richtung gegen das Darmrohr folgt eine dünne Lage mesenchymatischer Gebilde, welche beim Hühnchen am dritten Tage der Entwicklung bis in den ventralen Theil des Schwanzdarmes reichen; gegen die Darmwand zu werden sie vom Epithel des Darmtractes bedeckt; dadurch, dass die Mesenchymgebilde durch das Entgegenwuchern der Epithelien gegenüber der Umgebung in einer dünnen Schichte gelagert sind, wird es möglich, dass das Epithel des Ektoderms mit dem des Entoderms zusammenfliesst und so einen Epithelialpfropf bildet, welchen wir als den ersten verklebten Anus anzusehen haben (Fig. 315); bei der ersten Entleerung des Darminhaltes wird dieser Epithelpfropf ausgestossen. Zur Zeit, da der Anus gebildet ist, ist auch bereits in den um den Schwanzdarm liegenden mesenchymalen Zellen die Grundlage der künftigen Schichten des Darmes und der musculösen Anlagen gegeben, welche an den aus der Cloake hervorgehenden Oeffnungen die Sphinkteren bilden. Die Sphinktermuskeln im Genitalgebilde stehen also ursprünglich mit dem Sphinkter des Anus in Zusammenhang.

Fig. 315.

Längsschnitt durch den Schwanzdarm eines Hühnerembryos vom dritten Tage. *Ch* Chorda dorsalis; *x'* Ektoderm; *m* Mesenchym; *Dd* Entoderm; *Hp* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *v* Amnioshöhle; *All* Allantois; *s* Epithel des Schwanzdarmes; *w* Wulst des Schwanzdarmes; *a* Anus; *u* Blutgefässe.

Entwicklung des Genitalhöckers.

Zu einer Zeit, da bereits die innerhalb des Körpers liegenden Geschlechtsorgane differenziert sind, hat sich ausserhalb desselben noch keine Differenzierung vollzogen; Harnapparat, Geschlechts-

apparat und Darmtract münden noch gemeinschaftlich aus; erst später trennt sich bei den Säugethieren die Ausmündung derart, dass die zwei Oeffnungen, die vordere für den Harn- und den Geschlechtsapparat, die hintere für den Darmtractus, gebildet werden.

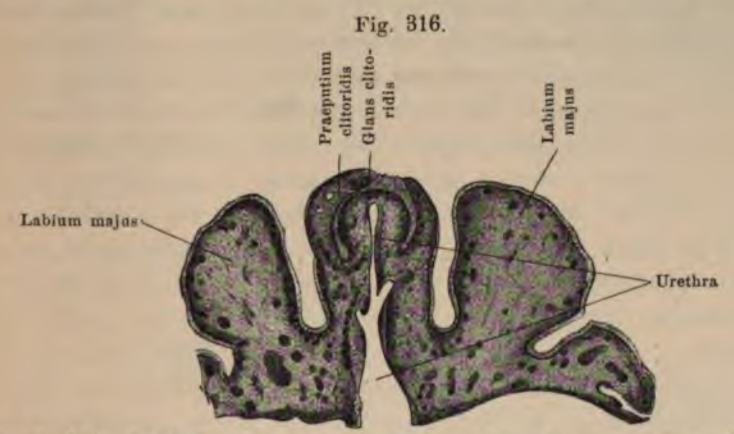
Ungefähr in der sechsten Woche des Embryonallebens sieht man beim Menschen um die Cloakenöffnung herum einen Wulst entstehen, der vorwiegend aus den die Haut formenden Gebilden besteht und als Geschlechtswulst bezeichnet wird. Der Geschlechtswulst liegt um die Cloakenöffnung ringförmig, vor der Cloakenöffnung springt der Wulst stärker vor und durch das Vorwachsen des vorderen Theiles entsteht ein nach unten offener Höcker (Geschlechtshöcker). Der Geschlechtshöcker liegt unmittelbar an dem vorderen Rande der Cloake; das Cloakenepithel setzt sich direct auf den Geschlechtshöcker fort, und bei dem weiteren Wachsen des Geschlechtshöckers wird ein Theil der Cloakenmündung in Form einer Furche in den unteren Theil des Höckers eingezogen.

Bei beiden Geschlechtern zeigt der stärker vorspringende Geschlechtshöcker eine Rinne an der unteren Fläche, welche von den Hautfalten (Geschlechtsfalten) begrenzt ist. Dieser Höcker ist nun zum äusseren Geschlechtsgliede geworden, aus dem bei männlichen Individuen der Penis und bei weiblichen Individuen die Clitoris hervorgeht. Die Gefässe dieses Gebildes treten erst ziemlich spät auf, zeigen sich in Form zerstreut liegender, mit Blut gefüllter Räume und stehen mit den Nachbargefässen in Zusammenhang. Der äusserliche Geschlechtsunterschied markiert sich durch die beim männlichen Embryo erfolgende Schliessung des vorderen Theiles des Geschlechtspaltes, was nach *Nagel* bei 20 bis 25 *mm* langen menschlichen Embryonen deutlich ist.

Nach aussen wird die ganze Oeffnung der Cloake in zwei Abschnitte getheilt, welche Theilung durch die von zwei seitlichen Höckern (Analhöcker) ausgehende Neubildung einer Scheidewand eingeleitet wird; diese Scheidewand wächst aus der Tiefe gegen die Oberfläche zu und theilt die gemeinsame Oeffnung in die Oeffnung des Sinus urogenitalis und die Oeffnung der Cloake. Diese Scheidewand entspricht dem Perineum. Durch die Bildung des Dammes rückt das Gebiet des bleibenden Anus von der Oeffnung des Sinus urogenitalis nach rückwärts und wird zu einer isolierten Oeffnung.

Das männliche Individuum ist in diesem Stadium äusserlich noch nicht von dem weiblichen Individuum zu unterscheiden. Erst

Fig. 316.



Durchschnitt durch die Clitoris und die Labia majora eines menschlichen Embryos von etwa $4^1/_2$ Monaten, nach *Minot*.

später, im Alter von drei bis vier Monaten, treten beim Menschen die Verschiedenheiten zwischen beiden Geschlechtern auf. Beim weiblichen Individuum geht das Wachsthum des Geschlechtshöckers nur bis zu einer gewissen Grenze; die Rinne an der Unterseite des Geschlechtshöckers bleibt offen, so dass an der Basis der Clitoris die Urethralöffnung liegt (Fig. 316). Die Ränder der Urethralöffnung kommen in Folge der Clitorisbildung nicht zur Vereinigung. Die beiden Geschlechtsfalten, welche die Urethralrinne begrenzen, werden bei dem weiblichen Individuum grösser als bei dem männlichen und stellen die Labia minora vor; sie sind in den früheren Entwicklungsstadien sehr leicht zu sehen, da sie von den sich später bildenden grossen Schamlippen noch nicht überragt werden; auch noch bei der Geburt sind die kleinen Schamlippen von den grossen nicht bedeckt.

Fig. 317.



Querschnitt durch einen 3·5 *cm* langen menschlichen Embryo weiblichen Geschlechtes in der Höhe des *Müller*'schen Hügels, nach *Mihalkovics*.

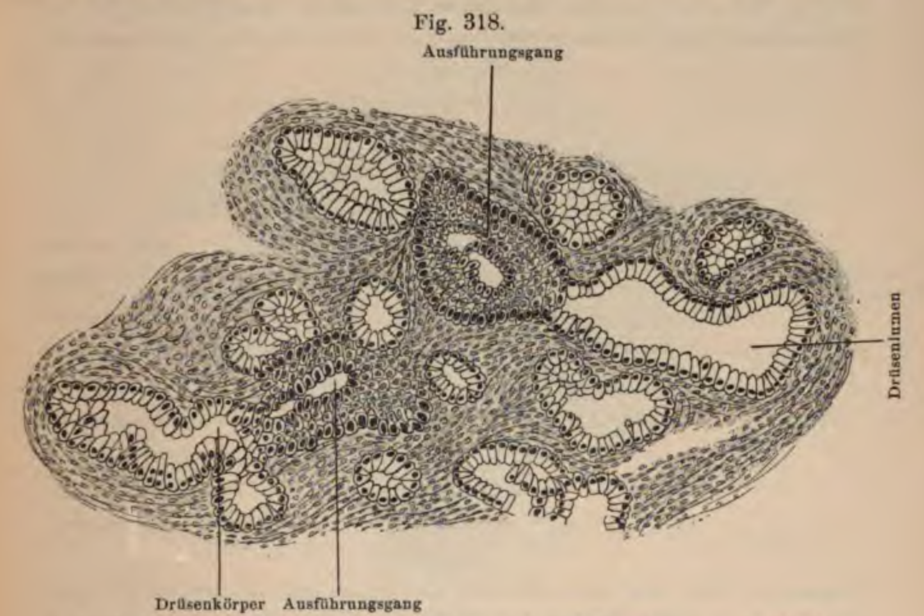
Wir haben bereits oben erwähnt, dass durch die Verschmelzung der beiden *Müller*'schen Gänge der Uterus und die Vagina gebildet werden. Nach *Dohrn* entsteht der Hymen aus dem Bindegewebe, welches um das Ende des *Müller*'schen Ganges liegt; nach *Mihalkovics* entwickelt er sich aus dem *Müller*'schen Hügel, der anfangs hoch oben im Urogenitalcanal liegt und in der Mitte zwischen den beiden rückbildenden *Wolff*'schen Gängen (Fig. 317) den blind endigenden oder von Epithel verschlossenen *Müller*'schen Gang enthält. Wenn dann im fünften Monate des menschlichen Embryonallebens der *Müller*'sche Gang gegen den Urogenitalcanal durchgebrochen ist, so wird der oberhalb des *Müller*'schen Hügels liegende Theil des Urogenitalcanales länger und schmäler, der untere behält seine ursprüngliche Gestalt und Grösse bei und wandelt sich in das Vestibulum vaginae um; der Ring um die Oeffnung des *Müller*schen Hügels wird zu einer stark nach unten vorspringenden mächtigen Lippe, welche so weit vorwächst, dass ihr hinterer Rand in der Nähe der Urogenitalspalte liegt; diese Lippe stellt den Hymen dar. Der Cloakenrest zwischen den beiden Labia minora nimmt als Sinus urogenitalis die Mündung der Harnröhre und der Scheide auf. Die Harnröhrenöffnung trennt sich bald von der Scheide und aus dem Geschlechtswulste entstehen später, ungefähr im vierten Monate, die grossen Schamlippen, indem die Bindegewebswucherung und in späteren Monaten auch die Fettbildung an dem Geschlechtswulste zunimmt.

Aus dem unteren Theile des Sinus urogenitalis bilden sich paarig an beiden Seiten die *Bartholini*'schen Drüsen; sie treten im fünften bis sechsten Monate als kleine Einstülpungen des ektodermalen Epithels auf, welches die Cloake auskleidet, und erhalten mehrere seitliche Sprossen, zwischen welche die Mesenchymgebilde und später auch die Gefässverzweigungen hineinziehen (Fig. 318). Die linke Drüse ist meist kleiner als die rechte (*van Ackeren*, *R. Geigel*). Den *Bartholini*'schen Drüsen entsprechen entwicklungsgeschichtlich die *Cowper*'schen Drüsen des Mannes.

Beim männlichen Embryo wächst der Genitalhöcker viel stärker als beim weiblichen und zieht die Oeffnung des Sinus urogenitalis längs der unteren Fläche des Höckers bis an dessen vordere Spitze, während beim Weibe die Oeffnung nur bis zur Basis des Höckers reicht. Der Höcker erhält bei dem Manne an

seinem distalen Theile eine Anschwellung, welche der Eichel entspricht, und über welcher sich später eine die Eichel umfassende Hautfalte, das Präputium, bildet. Das Präputium ist während eines Theiles des Embryonallebens mit der Eichel verklebt. Die Furche an der unteren Fläche wird von den beiden Geschlechtsfalten begrenzt und bildet einen längeren Canal, der an dem Penis bis zur Spitze der Eichel reicht und die Harnröhre vorstellt. In der Tiefe

Fig. 318.

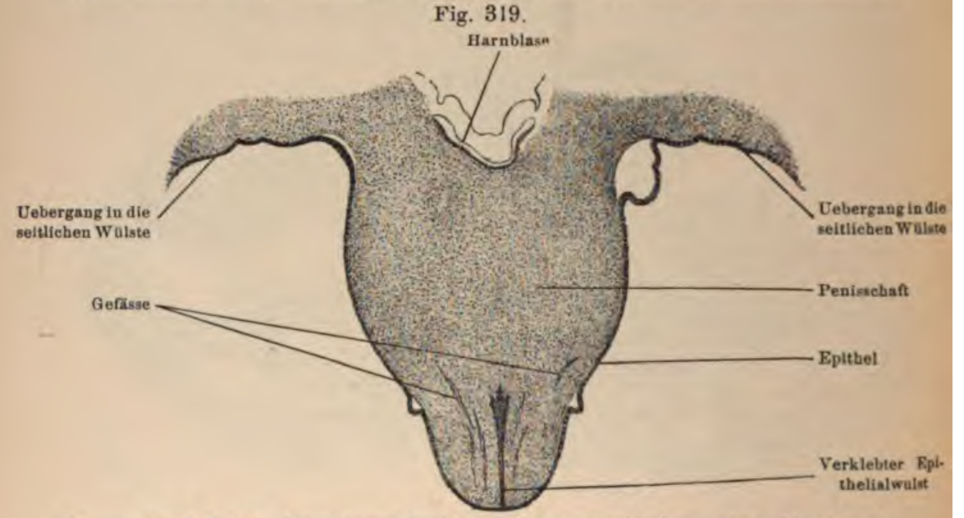


Durchschnitt einer *Bartholini*'schen Drüse eines 19 *cm* langen menschlichen Embryos weiblichen Geschlechts, nach *V. Müller*.

der Harnröhrenrinne liegen anfänglich die beiden Falten aneinander, so dass hier die Urethra verklebt erscheint (Fig. 319); diese Verklebung löst sich während des späteren Embryonallebens. Es reicht also der dem Scheidenvorhof des Weibes entsprechende Abschnitt beim Manne bis an die Spitze des Penis. Die Furche wird durch die Vereinigung der beiden Begrenzungsränder der Geschlechtsfalten abgeschlossen, bis die Harnröhre zu einem engen Canal umgestaltet ist. Die Wandungen der Harnröhre verdicken sich schon frühzeitig, im zweiten Monate, in der Nähe der Harnblase; diese Verdickungen werden zur Prostata, die im vierten bis fünften Monate bereits ausgebildet ist; das

Epithel vertieft sich in die Seitenwandung der Harnröhre hinein. Durch die Umwandlung der umgebenden Mesenchymgebilde entstehen Wandungen mit Muskelgewebe. Nach *Tournaux* bleibt auch beim Weibe ein Rest der Prostata nachweisbar. Zwischen den Ausmündungsstellen der beiden Samenleiter an der hinteren Wand der Harnröhre bildet sich bereits in frühen Entwicklungsstadien, noch vor der vollständigen Ausbildung der Harnröhre, ein kleiner Vorsprung, der dem Colliculus seminalis entspricht und der Ausmündung der Vagina gleichzusetzen ist. Durch die hinzutretenden

Fig. 319.



Längsschnitt durch das äussere Genitale eines menschlichen, etwa $3^1/_2$ Monate alten Embryos von männlichem Geschlechte.

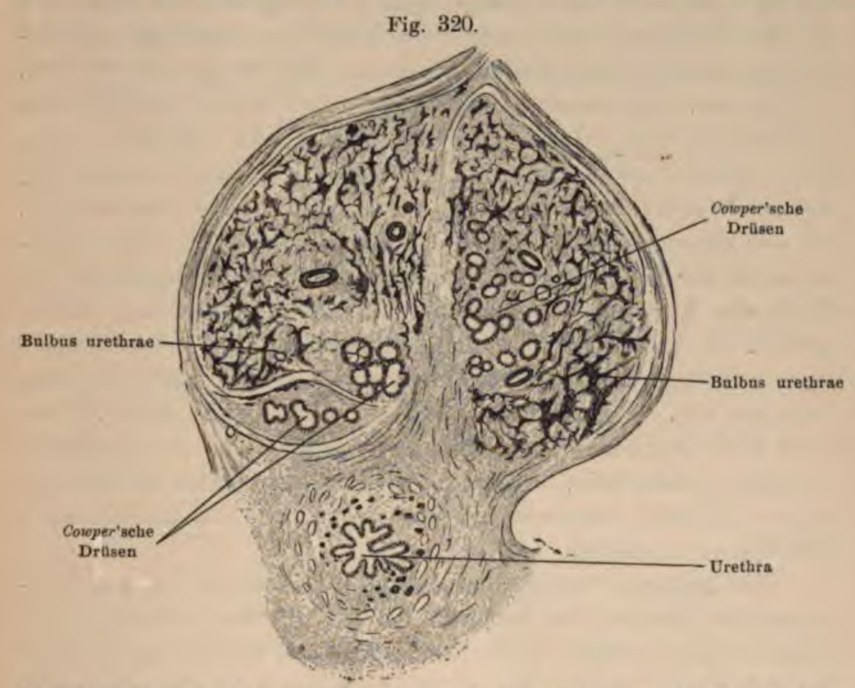
Mesenchymgebilde längs der Ausführungsgänge des Urogenitalapparates wird dieser Vorsprung mehr gegen die Urethra geschoben; zwischen den Ausmündungen der Samenleiter liegt der Uterus masculinus (Sinus prostaticus), der den Rest der Vereinigung der *Müller*'schen Gänge beim Manne darstellt.

Die Corpora cavernosa des Penis bekommen erst im dritten Monate mehr Blutcapillaren; nach einigen Autoren sind die cavernösen Räume in den Mesenchymgeweben vorgebildet, noch bevor das Blut in sie gelangt.

Die *Cowper*'schen Drüsen (Fig. 320) entwickeln sich in gleicher Weise wie die *Bartholini*'schen Drüsen des Weibes paarig im Sinus urogenitalis.

Der Geschlechtswulst springt zu beiden Seiten des Geschlechtshöckers stärker vor und bildet so Falten, welche anfangs hohl sind und durch das Hineinragen des Processus vaginalis peritonei mit einander verwachsen; die Verwachsungsstelle bildet die Raphe des Hodensackes; es entsprechen also im Entwicklungsgange die beiden Hodensackhälften den grossen Schamlippen, und

Fig. 320.



Frontalschnitt durch den Bulbus urethrae eines 24 *cm* langen menschlichen Embryos von männlichem Geschlechte, nach *V. Müller.*

die Pars cavernosa urethrae entspricht den kleinen Schamlippen des Weibes.

Aeussere Genitalien bei wirbellosen Thieren.

Nach den Untersuchungen von *Erlanger* wird bei Paludina vivipara und bei anderen Gastropoden der Penis vom rechten Tentakel geliefert; zu ihm führt eine Rinne, die sich am Boden der Mantelhöhle anlegt und allmälig zu einem Rohre wird, welches mit

dem Hoden in Verbindung steht. Auch der Ausführungsgang der weiblichen Keimdrüse mündet in die Mantelhöhle.

Bei den Lamellibranchiaten zeigen nach *Selseneer* die Genitalausführungsgänge ein verschiedenes Verhalten. Bei den Muscheln münden die Genitalausführungsgänge meist getrennt von den Nierengängen aus, bei einigen bilden sie eine gemeinsame Cloake und bei anderen münden die Genitalgänge in die Niere (*Bojanus*'sche Organ) ein.

Bei den Insecten geht, wie *Nussbaum* besonders an Pediculinen und an Periplaneta nachgewiesen hat, der grösste Theil des ausführenden Apparates aus dem Hautepithel hervor und ist somit ektodermalen Ursprungs; die unpaaren Theile (Uterus, Penis, Receptaculum seminis) sollen sich durch eine mediane Verwachsung paariger Wucherungen der Hypodermis bilden. Nach *Palmén* findet sich der ursprünglichste Typus der Ausführungsgänge bei Heptagenia aus der Gruppe der Ephemeriden, da hier ein unpaarer Abschnitt der Ausführungsgänge vollständig fehlt. Die Eileiter münden getrennt in der Falte zwischen dem siebenten und achten Bauchringe, und die Vasa deferentia münden an einem paarigen Penis gesondert aus. Bei einigen Thieren verbinden sich nach *Meinert* durch eine Queranastomose die beiden Gänge, und es entsteht ein unpaarer Endabschnitt. In den meisten anderen Fällen ist aber der unpaare Endtheil ektodermalen Ursprungs und als integumentale Einstülpung anzusehen.

Die äusseren Geschlechtsanhänge der Insecten, wie die Legebohrer der Wespen, die Stacheln der Bienen, die Legeröhren der Heuschrecken entstehen nach *Dewitz* aus zwei Paaren zapfenartiger Hervorragungen, welche dem achten bis neunten Abdominalsegmente angehören, und von denen das hintere Paar bald zu einem Doppelpaar wird; so entstehen die sechs Theile der Legeröhre des Weibchens, welcher beim Männchen eine kürzere Hervorragung entspricht. Bei den Fliegen und manchen Käfern entsteht aber die Legeröhre ebenso wie der Penis der Käfer durch eine Einstülpung der hintersten Bauchringe.

Bei einigen Crustaceen, wie bei Branchipus, fand *Claus*, dass die Ausbildung der Genitalausführungsgänge von einer Umwandlung der Extremitätenanlagen des 12. und 13. postcephalischen Segmentes zu zwei Paaren von Genitalwülsten ausgehe; diese Genitalwülste vereinigen sich im weiblichen Geschlechte in der Mittel-

linie, bleiben aber im männlichen Geschlechte von einander getrennt; so kommt es beim Weibchen zur Bildung eines breiten Medianzapfens, beim Männchen zur Bildung eines rechten und eines linken Seitenzapfens. Aus den Mesodermzellen der Genitalwülste entwickeln sich beim Männchen das Vas deferens und die Samenblase, beim Weibchen der Eileiter und der Uterus nebst den Anhangsdrüsen; eine ektodermale Zellwucherung am zweiten Wulstpaare wird beim Weibchen zum kurzen Mündungsabschnitt des Uterus (Vagina) und beim Männchen zum langgestreckten, als Cirrus vorstülpbaren Penis.

Entwicklung des Gefässsystems.

Mit der Anlage der Bindesubstanzen beginnt bei den Wirbelthieren die Anlage der Gefässe. Beim Hühnerembryo beobachtet man schon am Beginne des zweiten Entwicklungstages, dass sich bereits im Gefässhofe Blutzellen zeigen, noch bevor sich das Herz angelegt hat (*Remak*). *Kölliker* behauptet, dass sich bei Säugethierembryonen die Bildungsverhältnisse ähnlich wie bei dem Hühnchen verhalten; die Blutkörperchen besitzen noch keinen Farbstoff, treten aber schon vor Beginn der Circulation auf. *Baer, Kupffer, Wenckebach, Lereboullet* fanden bei frühen Entwicklungsstadien von Knochenfischen, dass das Blut ursprünglich nur ein Serum darstelle, welches keine Blutkörperchen enthalte. Auch bei den anderen Wirbelthieren ist die Blutflüssigkeit früher vorhanden als die Blutkörperchen. Bei Embryonen von Torpedo sah *H. E. Ziegler*, dass der Herzschlauch und die ersten Gefässe schon entwickelt waren, bevor die ersten Blutkörperchen sichtbar wurden. Nach *Bonnet* beginnt beim Schafe die Entwicklung der rothen Blutkörperchen erst nach Anlage der Gefässe, so dass die Gefässanlagen durch zwei bis drei Tage als Röhren erscheinen, die mit einer farblosen Flüssigkeit erfüllt sind. Bald zeigen sich aber in den Blutbahnen der Embryonen hämoglobinhältige, mit Kernen versehene Blutkörperchen; die Kerne der Blutkörperchen treten auch bei jenen Thieren auf, die im Extrauterinleben kernlose Erythrocyten besitzen. *Gasser* fand bei Hühnerembryonen mit 10—12 Ursegmenten Blutkörperchen im Herzen und in den Aorten.

So viel steht fest, dass die Entwicklung der Gefässe und des Blutes im Mesoderm vor sich geht. Schon die Bildung des Blutes

beim ausgebildeten Thiere spricht dafür, dass es mesodermalen Ursprunges sein muss. Nach *Bizzozero* und *Torre* sollen bei den Knochenfischen die rothen Blutkörperchen zuerst in der Milz und im lymphoiden Gewebe der Urniere auftreten, also in mesodermalen Organen. Bei den Amphibien und bei den Amnioten ist das Knochenmark der Ort, wo sich die rothen Blutkörperchen entwickeln (*E. Neumann*), also ebenfalls ein mesodermales Gebilde.

Bei den Säugethieren findet im fötalen Leben die Bildung der Blutkörperchen in der Leber und in der Milz statt, und bei den Selachiern entwickeln sich die Blutkörperchen in der Milz, die ebenfalls ein Mesodermgebilde ist.

Man dürfte wohl nicht zu weit gehen, wenn man mit Rücksicht auf die zahlreichen Untersuchungen über die Bildung des Blutes die Entstehung der Blutkörperchen vom Endothel der Gefässe ableitet, zuerst vom Endothel im Gefässhofe und dann weiterhin vom Endothel der gebildeten Blutgefässe.

Die älteste Ansicht über die Gefässbildung, wie sie *Döllinger* und *v. Baer* aufstellten, geht dahin, dass das Blut durch die Herzaction in die Zellenmasse vorgetrieben werde; die dadurch entstandenen Gänge wären die ersten Blutbahnen. Später trat an die Stelle dieser Lehre die von *Remak* und *Kölliker* vertretene. Nach dieser finden sich anfangs solide Zellenstränge, von denen sich die axial liegenden Zellen zu Blutkörperchen metamorphosieren, während die lateralen als Gefässwandung persistieren. Dieser Bildungsvorgang findet schon am Ende des ersten Tages statt. Die Weiterentwicklung der Gefässe geht derart vor sich, dass die soliden Gefässstränge Aeste aussenden, die hohl werden; dann treten von den einmal hohl gewordenen Gefässen Fortsätze ab, welche sich mit anderen vereinigen. Diese sind anfangs dünn, ungefähr wie eine Bindegewebsfaser, werden weiter und mit Blutkörperchen gefüllt, die vom Blutstrome mitgerissen werden, und so hat man ein neugebildetes Gefäss vor sich.

Das Wachsthum der Capillaren ist nach Versuchen von *Loeb* nicht eine mechanische Function des hämodynamischen Druckes. Innere Ursachen in den Zellen der Gefässwände scheinen das ursächliche Moment des Capillarwachsthums zu bilden. Es wurden Eier von Fundulus, einem marinen Teleostier, aus dem Seewasser, in welchem sie befruchtet wurden, eine halbe Stunde nach der Be-

fruchtung in eine $1^1/_2{}^0/_0$ige Lösung von chlorsaurem Kali gebracht: die Eier bleiben lebensfähig, es kommt aber nicht zur Ausbildung einer Circulation, welche sonst 75 Stunden nach der Befruchtung eintritt, wohl aber werden Herz, Blutgefässe und Blutkörperchen wie in der Norm gebildet. Es ergibt sich daraus, dass sich auch ohne Kreislauf und ohne Blutdruck ein vollständiges Gefässsystem ausbilden kann.

Afanasieff, der die erste Bildung der Blutbahnen zu studieren versuchte, kam zu folgendem Resultate. Beobachtungen an ausgebreiteten Hühnerembryonen ergaben am ersten und zweiten Tage der Bebrütung die ersten Anlagen der Blutbahnen. Man sieht anfangs kleine, rundliche, blasenförmige Gebilde, welche hohle Fortsätze aussenden, die sich mit den Fortsätzen von anderen ähnlichen Gebilden vereinigen. Dadurch entstehen zahlreiche verzweigte und verbreitete Hohlräume, welche nicht den Gefässräumen entsprechen, sondern den perivasculären Lymphräumen. Jene Räume hingegen, welche ausserhalb der Wandungen der blasenförmigen Gebilde oder deren Fortsätze vorhanden sind, hielt er für die wirklichen Bluträume, in denen man die rothen Blutkörperchen am dritten Tage der Bebrütung sieht. Diese Art der Gefässbildung kommt sowohl im Gefässhofe als auch im Fruchthofe vor. Die ersten Bluträume sind an der ausgebreiteten Embryonalanlage leicht zu studieren.

Nach *His* scheidet sich aus der oberen Fläche des Keimwalles eine Platte ab, welche anfangs aus eckigen Zellen mit kurzen Ausläufern besteht, die sich stellenweise dichter zusammendrängen und an anderen Stellen auseinanderweichen (gefässbildende, vasoformative Zellen). Die Fortsätze dieser Zellen senken sich theilweise in den Keimwall ein, theilweise erreichen sie nach oben das obere Keimblatt (Grenzblatt, *His*). Dadurch entsteht ein Lückensystem, dessen Räume mit einander communicieren. Diese sind stellenweise aufgetrieben und mit kleinen Körperchen gefüllt. Sie stellen in diesem Zustande die Blutinseln dar (Fig. 321). Innerhalb des Embryonalleibes liegen die Blutinseln theils dem splanchnischen Blatte dicht an, theils sind sie von ihr getrennt. Wie sich die Gefässröhren bilden, gibt *His* nicht genau an, doch so viel, meint er, sei sicher, dass die Röhren anfangs solide Stränge darstellen, die später hohl werden. Die Gefässröhren treten zuerst in der Area opaca auf und sind vor der Bildung des Herzens da; sie sind von einander

durch Inseln von Mesodermgewebe (Substanzinseln) getrennt, an deren Aussenfläche sich die Endothelien der Gefässwände bilden (Fig. 322). Man kann bei einem Embryo, bei welchem die Rückenfurche am Kopfende sich zu schliessen beginnt, auf Querschnitten, die durch denselben gelegt sind, alle Stadien der Gefässentwicklung sehen.

Man findet alsdann in der Area opaca die ausgebildeten Räume und in der Area pellucida im Embryo die Anlagen derselben. Die Blutinseln bestehen aus dicht aneinander liegenden Zellen, welche in ihrem Inneren Hämoglobin bilden, so dass die Blutinseln sich im ausgebreiteten Keime durch ihre röthliche Farbe scharf abheben; ihre Zellen werden zu rothen Blutkörperchen. Im vorderen Theile des Fruchthofes ist eine Strecke, welche nach *His* in diesem Stadium der Entwicklung nicht von Gefässräumen überbrückt wird.

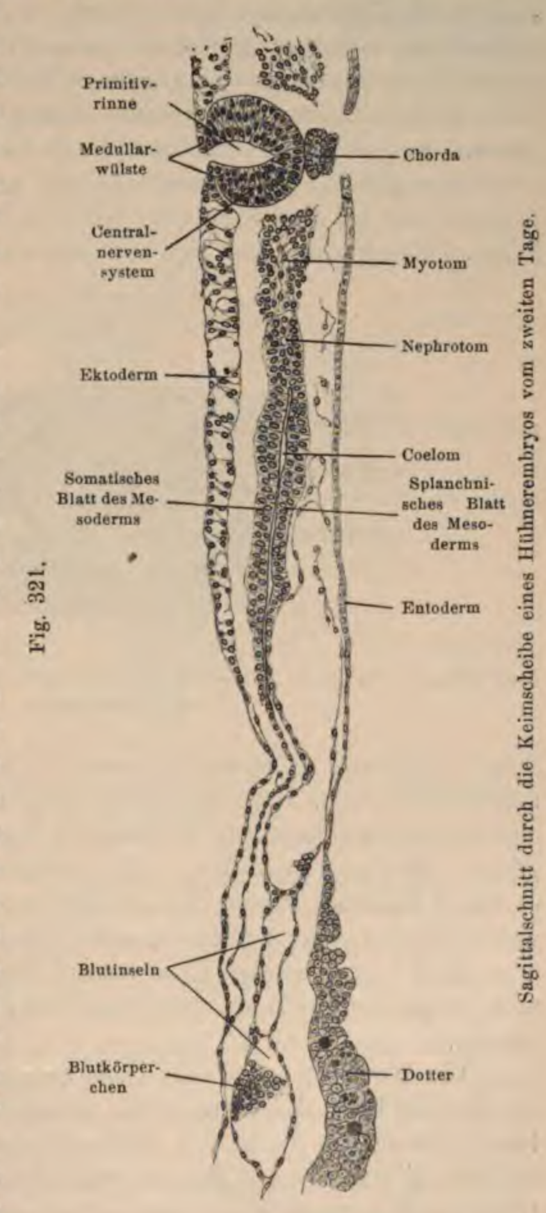
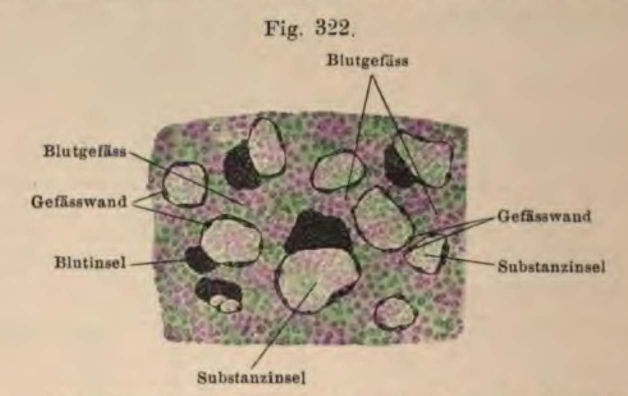


Fig. 321. Sagittalschnitt durch die Keimscheibe eines Hühnerembryos vom zweiten Tage.

Nach *Klein* erfolgt die erste Entwicklung

der Blutkörperchen zugleich mit der Entwicklung der Blutgefässe im bebrüteten Hühnerei in der Weise, dass unter den Zellen der tieferen Schichte der Keimscheibe einzelne durch Vacuolenbildung hohl werden und sich zu blasenartigen Gebilden umgestalten. Es sind dies wahrscheinlich die von *Afanasieff* gesehenen Hohlräume. Der ursprüngliche Zellkern theile sich in mehrere Theile, welche in regelmässigen Räumen auseinanderrücken. Hierauf schnüren sich von der inneren Oberfläche kleine Protoplasmastücke ab, welche in den Hohlraum fallen, sobald sie die Grösse eines farblosen Blutkörperchens erreicht haben. Diese Stücke sollen sich vor oder nach der Abschnürung zu

Fig. 322.



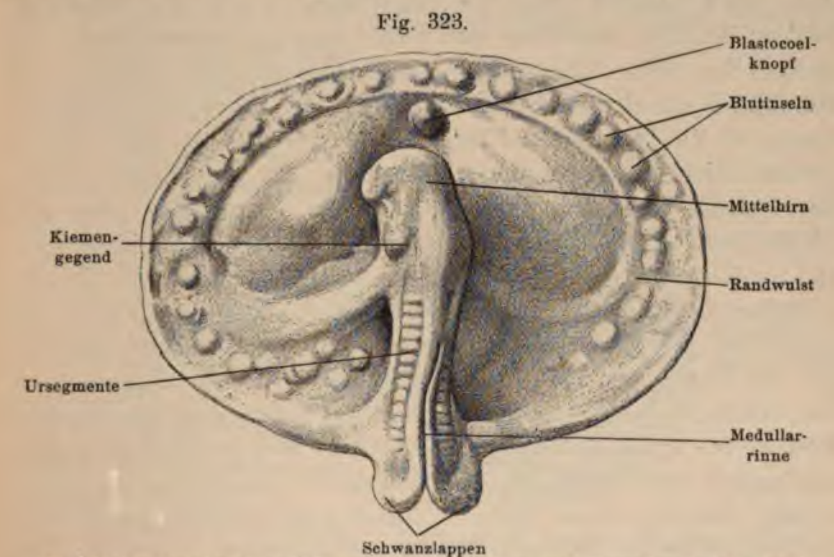
Oberflächenansicht eines Abschnittes der Area pellucida von einem 45 Stunden alten Hühnerembryo.

färben beginnen. Eine zweite Form von blutkörperbildenden Elementen sind Zellen, deren feinkörniges Protoplasma sich im Centrum oder in Anschwellungen der Fortsätze zu Blutkörperchen umgestaltet. Diese — Brutzellen *Klein's* — sind endogene Zellen, und *Klein* hält es für gleichgiltig, ob sich in einer Zelle zuerst eine Höhle bilde, in welche hinein von der sie begrenzenden Wand sich Zellen abschnüren, oder ob sich im centralen Theile einer Zelle neue Zellen bilden, die vom peripheren Theile der ursprünglichen Zellsubstanz umschlossen werden.

Die Blutgefässe und das Blut werden von vielen Forschern mit den Bindesubstanzen in einen genetischen Zusammenhang gebracht, indem eine Reihe von Zellen, welche die Endothelwand des Gefässes bilden, aus den Mesenchymgebilden hervorgehen soll. Die Gefässe sollen zuerst in der Area opaca entstehen und von da all-

mälig in die Area pellucida und von da in den Embryo ziehen. Bei den Embryonen der Vögel trifft dies ziemlich zu; dagegen gilt dies von den Batrachiern, von den Eidechsen und von den Knochenfischen nicht. Nach einigen Autoren sollen die Gefässe nicht in ihrer ganzen Wandung aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen, indem sich das Endothel der Gefässe und das Blut aus dem Entoderm entwickeln. Das Entoderm soll durch Abschnürung Endothelsäckchen bilden, aus welchen durch Bildung einzelner

Fig. 323.



Oberflächenansicht eines 2·6 *mm* langen Embryos von Torpedo ocellata, nach *H. E.* und *F. Ziegler*.

Hohlsprossen eine weitere Vermehrung und Verzweigung von Gefässästen entsteht. Die von *Rückert* am Rande des Dotters bei den Selachiern beschriebenen Dotterkerne (vgl. S. 51), die noch in einem Theile des ungefurchten Dotters eingestreut lagern, von einem Protoplasmamantel eingehüllt sind und die Aufnahme des Dotters vermitteln, sollen auch zur Bildung von Blutinseln verwendet werden. Für die Betheiligung des Dotterwalles an der Entwicklung der Gefässe beim Hühnchen liegen Beobachtungen von *His, Rauber, Kollmann, Hoffmann* etc. vor.

Die Beobachtungen von *H. E. Ziegler* über die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren, denen wir hier folgen

wollen, führten zu dem Resultate, dass das Blut in erster Linie mesodermalen Ursprungs sei. Die Untersuchungen von *H. E.* und *F. Ziegler* wurden an den Eiern von Torpedo und an den Eiern der Ente ausgeführt. Die Gefässanlagen sind anfangs Hohlräume, welche Reste der primären Leibeshöhle (Coelom) darstellen. Im Mesoderm treten oberhalb des Keimwalles rundliche Verdickungen auf, als Anlagen von Blutinseln, welche ohne Zwischenraum dem Keimwalle aufliegen oder zapfenförmig in den Keimwall hineinragen (Fig. 323); dadurch wird die Abgrenzung gegen den Keimwall weniger deutlich. Aehnliches beobachtet man am ganzen Rande des Gefässhofes. Man könnte der Ansicht, welche die Gefäss- und Blutanlage aus dem Entoderm ableitet, nur insoferne Rechnung tragen, als die betreffenden Theile des Mesoderms, aus dem wir die Gefässe ableiten, entodermalen Ursprungs (aus dem inneren Blatte der Gastrula) sind; andererseits könnte man, da das Mesoderm, wie *Ziegler* sagt, »sowohl im Kopffortsatze wie auch am Primitivstreifen und am Keimwalle mit dem Entoderm zusammenhängt«, die Theorie aufstellen, dass die Blutanlagen ursprünglich entodermal waren und gegen das Mesoderm verschoben wurden. Doch scheint es, dass sich die Blutanlagen als directe Theile des Mesoderms differenzieren und eventuell den mesenchymatischen Anlagen zugerechnet werden müssen. Die frühzeitige Anlage der Gefässe und der Blutkörperchen unmittelbar nach Anlegung des Mesoderms scheint darauf hinzuweisen, dass in diesem Entwicklungsstadium die Respiration und die Ernährung des Embryos bereits vor sich geht.

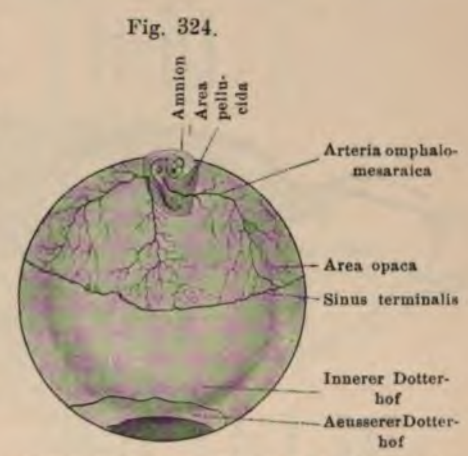
Bei Amphibien und bei Petromyzon untersuchte *Götte* die Entwicklung des Blutes und sprach sich für einen entodermalen Ursprung der Blutzellen aus. Bei den Amphibien entstehen die Blutanlagen an jenen Stellen, wo Mesoderm und Entoderm mit einander continuierlich zusammenhängen.

Die Verschiedenheit der Ansichten über die Bildung der Gefässe macht es wahrscheinlich, dass die Lehre von den Gefässanlagen noch mancherlei Veränderungen erleiden wird. Wenn man, wie *Götte* und *Schwink* hervorheben, bei den Amphibien und bei Petromyzon die Endothelbekleidung der Gefässe und des Herzens aus dem Entoderm ableiten muss, so ist es möglich, dass die Entwicklung der Gefässe nicht bei allen Thierstämmen gleich ist, und dass manche Stämme ihre Gefässanlagen schon frühzeitig zur Entwicklung

bringen. Jedenfalls ist die Abkunft der Gefässe direct aus dem Entoderm keine allgemeine Erscheinung. Auch bei den Wirbellosen scheinen, soweit bei ihnen Bluträume vorkommen, dieselben aus dem Mesoderm zu stammen.

Die viscerale Lamelle des Mesoderms scheint in erster Linie zur Formierung der Gefässendothelien bestimmt zu sein. Wenn die Entwicklung des Embryonalleibes so weit vorgeschritten ist, dass die Gefässräume vom Rande her in den Zwischenräumen zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatte vorrücken, so werden sie von dem Mesenchym umgeben und erhalten auf diese Weise neben der ursprünglichen Endothelanlage noch das Substrat für die übrigen Schichten. Am entwickelten Thiere ist demnach das Endothel als erstes Product aus dem die erste Anlage der Gefässe darstellenden Mesodermgebiete und die ganze übrige Gefässwand als ein mesodermales (mesenchymales) Gebilde anzusehen.

Fig. 324.



Seitenansicht eines 84 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach *Duval.*

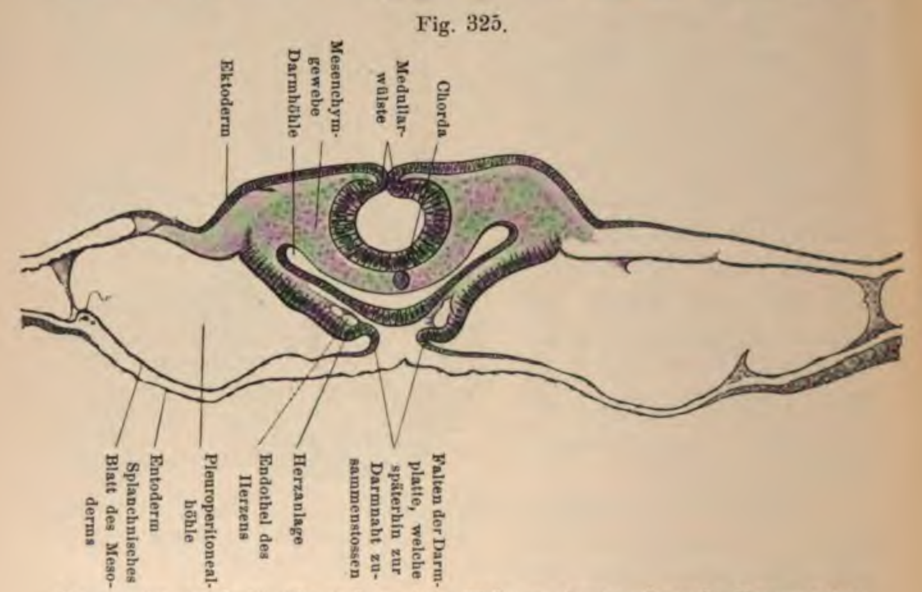
Wenn die Gefässanlage so weit vorgeschritten ist, dass man am ausgebreiteten Embryo der höheren Wirbelthiere ein zusammenhängendes Röhrensystem findet, so kann man einen kreisförmigen, dunklen, stark von Gefässröhren durchsetzten Abschnitt, den dunklen Hof (Area opaca, Area vasculosa, Gefässhof), und den den Embryo tragenden helleren Abschnitt unterscheiden, welcher zwar auch Gefässe führt und in der Mitte den streifenförmigen Embryo enthält (Area pellucida, Fruchthof). Manche Autoren unterscheiden mehrere Zonen. Bei der Zunahme des Embryos breitet sich der Gefässhof mehr aus (Fig. 324); am Rande zeigt er ein dickes Gefäss, die Randvene (Sinus terminalis). Die Randvene besitzt nach aussen kleine Fortsetzungen als Andeutung einer Vermehrung der Gefässe.

Ueber die Weiterbildung der Gefässe kann man sich am besten an durchsichtigen Embryonen (Forellenembryonen) oder am Schwanze von Batrachierlarven, besonders von Larven der Rana temporaria, orientieren.

Entwicklung des Herzens.

Das Centralorgan der Kreislaufsorgane findet unterhalb des Vorderdarmes seine erste Anlage. *Reichert* war der Meinung, dass

Fig. 325.



Querschnitt durch die Herzanlage eines Hühnerembryos mit sechs Ursegmenten, nach *Gasser*.

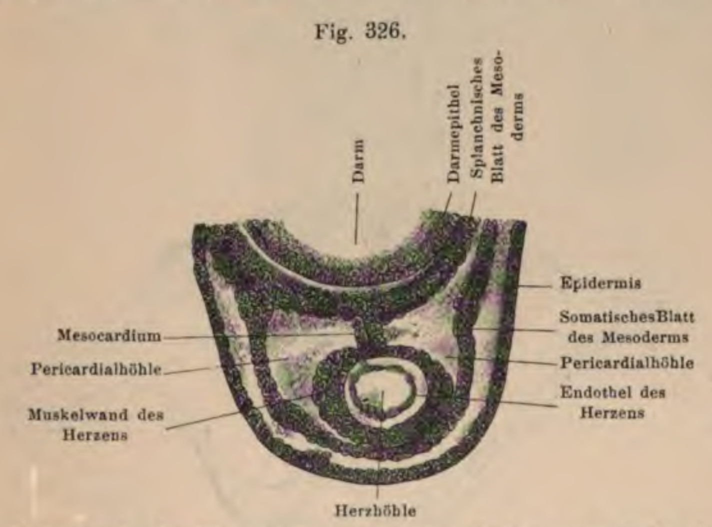
das Herz sich in ähnlicher Weise bilde, wie man sich die Entwicklung der Gefässe vorstellte. Aehnlich wie die Gefässe ursprünglich solide waren, sollte das Herz eine verdickte Zellenmasse darstellen, die später hohl werde und mit den Gefässen in Verbindung trete.

Später wurde das Herz als eine Ausstülpung der Darmfaserplatte betrachtet, und zwar als Ausstülpung jenes Theiles, welcher unterhalb des Vorderdarmes an dem Darmdrüsenblatte liegt. Man sieht thatsächlich das Herz beim Kaninchen, Huhne und bei den Batrachiern als eine kleine, rundliche, hohle Vortreibung des splanchnischen Blattes des Mesoderms (*Schenk*).

In diesem Stadium zeigt die Herzanlage bereits rhythmische Contractionen; zum Studium der Herzentwicklung muss man auf frühere Entwicklungsphasen zurückgehen.

Nach *Dareste* und *His* entsteht das Herz aus zwei paarigen Anlagen (Fig. 325), welche an der unteren Hälfte des Vorderdarmes zu beiden Seiten zusammenstossen, sich mit einander vereinigen und einen unpaaren Schlauch bilden, welcher, wie wir eben erwähnten, in Form eines Sackes an der unteren Fläche des Vorderdarmes

Fig. 326.



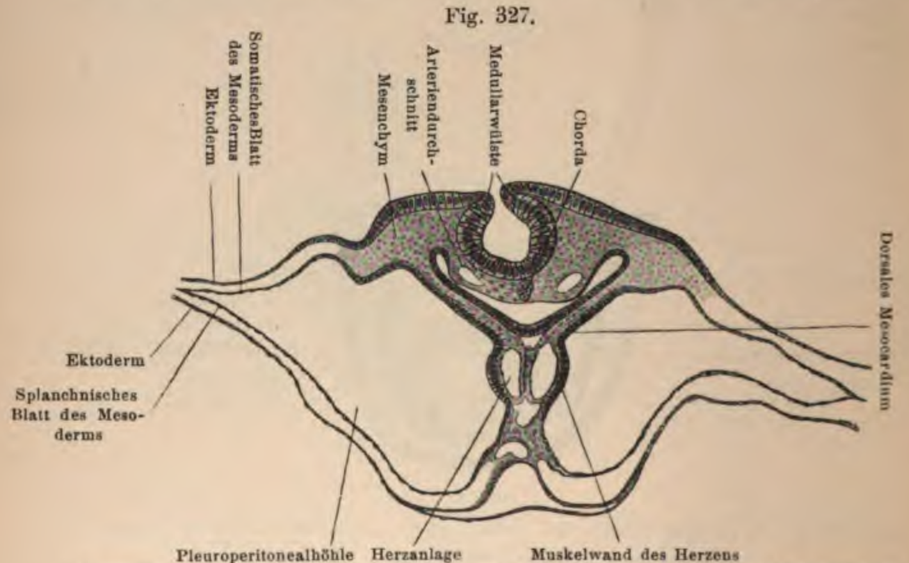
Querschnitt durch eine Herzanlage eines älteren Embryos von Bufo cinereus, nach *Oellacher*.

mit einem mesenterialähnlichen Stiele hängt (Fig. 326). Man kann die paarige Anlage bei den Amnioten deutlich ausgebildet vorfinden. Zur Untersuchung dieser Anlage eignen sich Hühnerembryonen mit sechs Ursegmenten oder Kaninchenembryonen vom neunten Tage. Die Keimblätter liegen zu dieser Zeit noch flach ausgebreitet, doch ist bereits die Kopfkrümmung angelegt.

An Querschnitten, welche lückenlos aufeinander folgen, sieht man, dass seitlich vom Darme je ein Bläschen liegt, das von Endothel begrenzt ist. Kommt es nun zur Abschnürung des Darmes, so rücken von beiden Seiten die Bläschen einander näher (Fig. 327), bleiben längere Zeit durch eine Scheidewand getrennt, endlich schwindet diese Scheidewand, und die Endothelzellen von beiden Seiten, welche

die paarigen Bläschen bildeten, sind zu einem unpaarigen Hohlraume vereinigt (Fig. 328). Während diese beiden Bläschen sich einander nähern, sind die splanchnischen Blätter der beiden Seiten, welche in dieser Höhe eine schwache Verdickung zeigen, gleichfalls unterhalb des Vorderdarmes einander nahegerückt, vereinigen sich unterhalb des Vorderdarmes im distalen Abschnitte, und die einander concav gegenüberstehenden, mit einander vereinigten Elemente des splanchnischen Blattes bilden die äussere Schichte des embryonalen

Fig. 327.

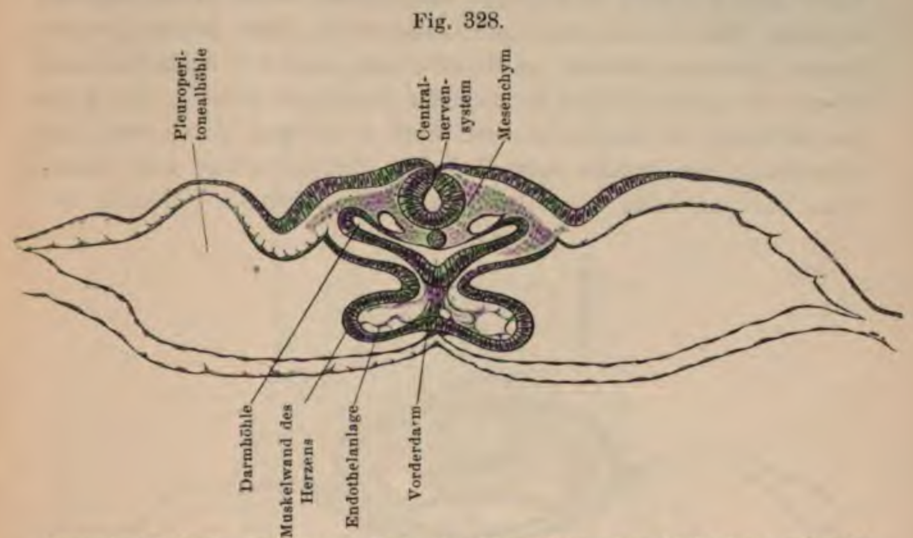


Querschnitt durch das obere Herzende eines Hühnerembryos mit acht Ursegmenten, nach *Gasser*.

Herzens, an deren Innenseite die aus Mesenchymzellen gebildete (Fig. 329) Endothelschichte liegt. Dieses Herz liegt als **Product der Darmfaserplatte** (**Splanchnopleura, splanchnisches Blatt**) in der sehr ausgeweiteten Leibeshöhle, welche bei der Bildung des Vorderdarmes am Kopfe des Embryos zu Stande kommt. Aehnliche Vorgänge schilderte auch *Kölliker* bei der Entwicklung des Kaninchenembryos, dessen Herzanlage der beim Hühnchen gleich ist; sie erscheint als Vorsprung des splanchnischen Blattes gegen die Leibeshöhle und ist von einem Endothelsäckchen ausgekleidet. Die Anlagen der beiden Seiten, welche anfangs verhältnismässig weit auseinander stehen, rücken gegen einander und vereinigen sich.

Mit der Entwicklung des Herzens der niedrigeren Wirbelthiere, besonders der Batrachier, beschäftigten sich vorzüglich *Oellacher, Rabl,*

Fig. 328.



Querschnitt durch das hintere Ende der Herzanlage eines Hühnchens mit acht Ursegmenten, nach *Gasser*.

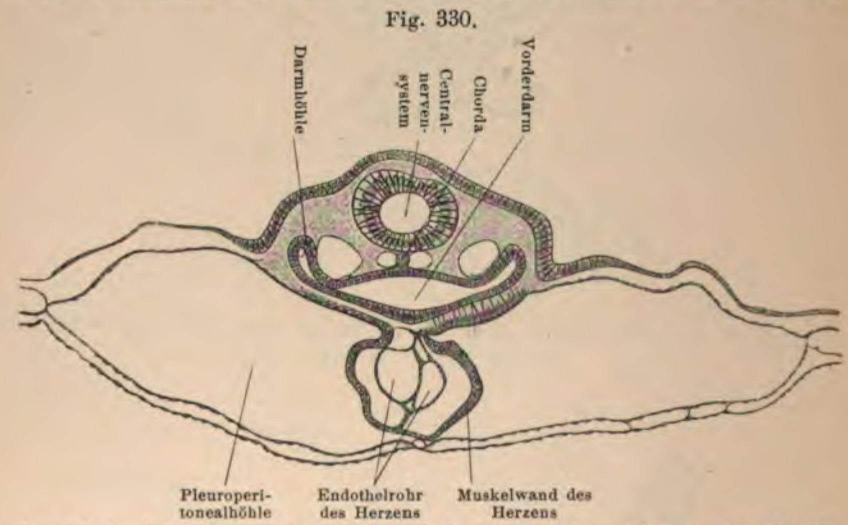
Fig. 329.



Durchschnitt durch die Herzanlage eines Embryos von Bufo cinereus.

Schwink und unter meiner Leitung *A. Blaschek.* Man sieht an dem Vorderdarme ein ventrales Gekröse, das von dem splanchnischen Blatte gebildet wird (Fig. 330); eine ähnliche Verbindung existiert zwischen dem Herzen und der Leibeswand; diese beiden Verbindungen kommen dadurch zu Stande, dass sich die splanchnischen Blätter der beiden Seiten an einander legen, so dass in der Mitte eine Höhlung frei bleibt, während nach vorne und hinten eine Verschmelzung der beiden splanchnischen Blätter erfolgt und durch diese Verschmelzung eine Befestigung der mittleren Höhle an der

Fig. 330.



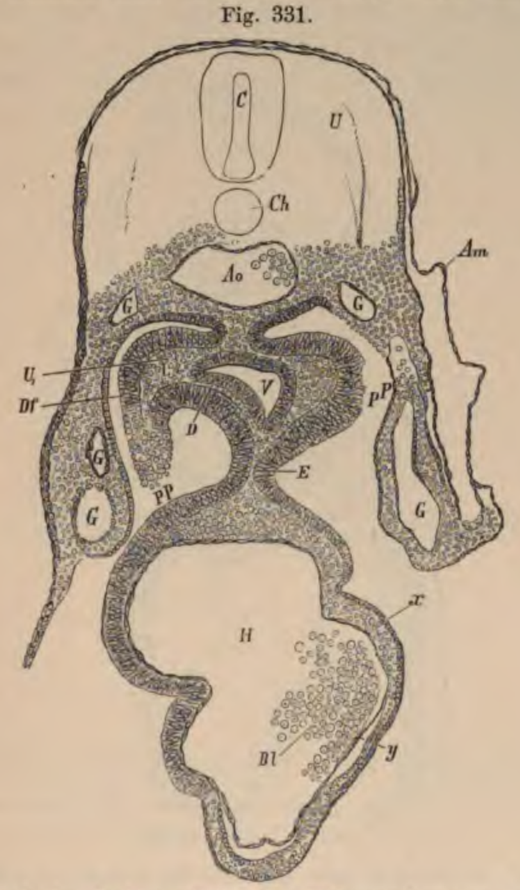
Querschnitt durch den unteren Herzabschnitt eines Hühnerembryos mit zehn Ursegmenten, nach *Gasser.*

Leibeswand einerseits und an dem Vorderdarme anderseits entsteht. So entwickelt sich unterhalb des Vorderdarmes ein Hohlraum, der sich allmälig vergrössert und dessen Wandung aus zwei Schichten besteht; die Zellen der inneren Schichte werden niedriger und geben die endotheliale Auskleidung des Herzschlauches.

Sowohl bei den Amnioten, als auch bei den Anamniern sehen wir, dass das Herz aus zwei Hauptschichten besteht, von denen die äussere Lage dem splanchnischen Blatte angehört; aus ihr entwickelt sich das Myocard (Fig. 331) und das Epithel des inneren Pericardblattes; die innere Lage, welche sich auch in die Aorta fortsetzt, bildet das Endocard. In späteren Stadien, da die einzelnen Schichten nicht mehr von einander abstehen, sondern dicht an-

einander gelagert sind, bildet das Myocard Prominenzen verschiedener Art, welche vom Endothel überzogen sind (Fig. 332). In früheren Entwicklungsstadien sind das Muskelherz und das Endothel-

Fig. 331.



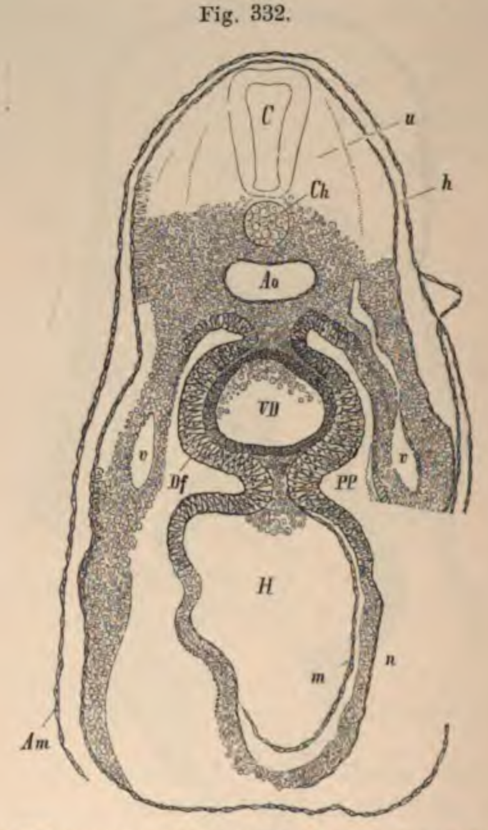
Querschnitt durch den Embryonalleib eines Hühnerembryos vom dritten Tage in der Höhe der Lunge und des Herzens. *C* Centralnervensystem; *U* Ursegmentmasse; *Ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *G* Venae cardinales; *V* Vorderdarm; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *D* Entoderm; U_1 Darmplatte; *Df* Splanchnopleura; *L* Lungenanlage; *H* Herz; *x* Muskelwand; *y* Endothel; *Bl* Blutkörperchen in der Herzhöhle; *E* Uebergang der Splanchnopleura in das Myocard.

herz durch einen von Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum (Fig. 333) von einander getrennt, der von zahlreichen Fäden durchzogen ist.

Das Herz wächst zu einem länglichen Schlauche heran, der anfangs gerade gestreckt ist; er besitzt ein arterielles und ein venöses

Ostium; das vordere Ende des Herzschlauches ist arteriell und wird zum Truncus arteriosus verlängert; er theilt sich in zwei den Vorderdarm umgreifende Aeste, die beiden primitiven Aorten. Die

Fig. 332.

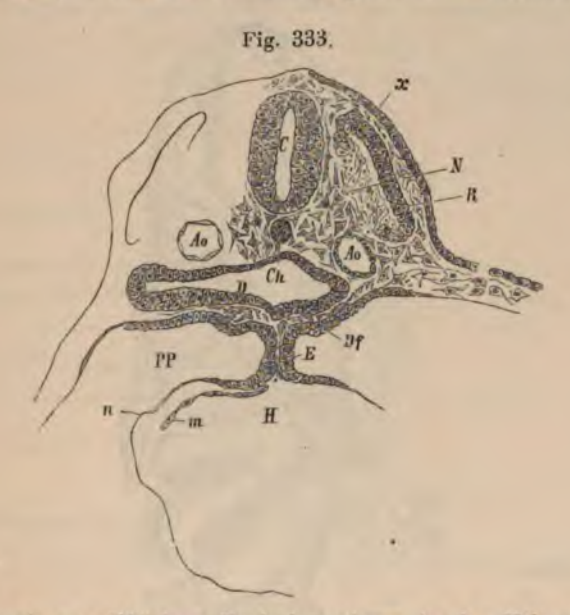


Querschnitt eines Hühnerembryos in der Höhe des Herzens, am Ende des dritten Tages der Bebrütung. *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *VD* Querschnitt des Vorderdarmes; *H* Herz; *m* innere und *n* äussere Schichte desselben; *v* Gefässdurchschnitte; *Am* Amnion; *h* Ektoderm; *Df* Splanchnopleura; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *u* Ursegmentmasse.

Zweige der Aorta treten aus dem Körper auf die Dotterblase hinaus, verzweigen sich hier und bilden die Art. omphalomesaraica, deren Verästelungen bis in den Randsinus hineinziehen und sich zu Venen sammeln, welche vom Kopfende und vom Schwanzende das Blut mittelst zweier Hauptstämme in den Sinus venosus hinführen.

Wenn der Embryo in die Länge wächst, krümmt sich der Herzschlauch, so dass der vordere Theil ein schleifenähnliches Aussehen erhält (Herzschleife); dieser Abschnitt entspricht dem Ventrikel des Herzens und wird deshalb auch Ventrikelschleife genannt (Fig. 334), welche sich durch eine circulare Einschnürung (Canalis auricularis) gegen den hinteren Abschnitt des Herzens (Vorhofstheil) absetzt. Die Verbindung der beiden Schleifenschenkel

Fig. 333.

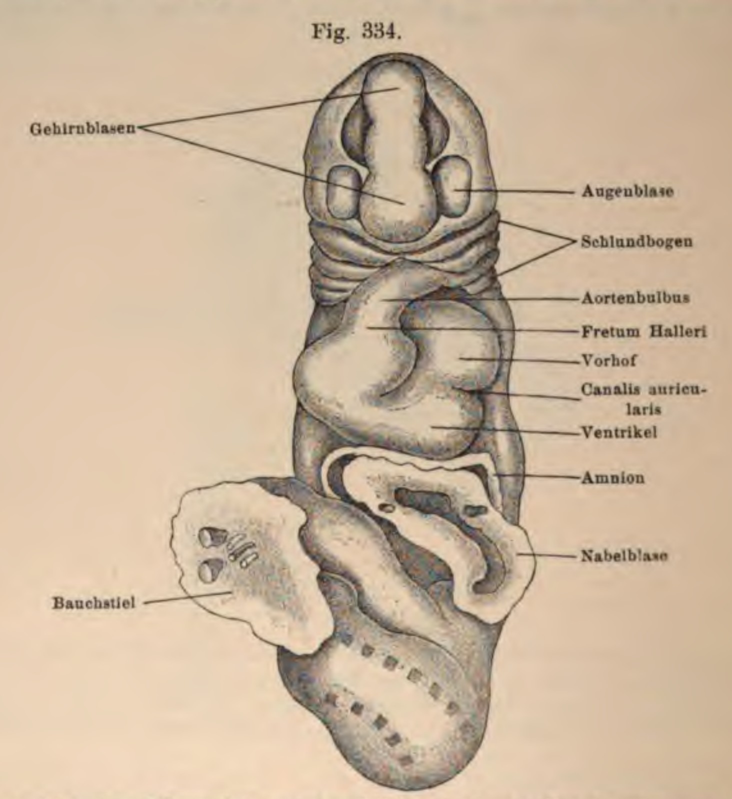


Durchschnitt eines zwölftägigen Kaninchenembryos in der Höhe des Herzens. *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda dorsalis; *D* Vorderdarm; *Ao* Aorten; *H* Herzhöhle; *m* innere und *n* äussere Schichte desselben; *N* Mesenchym; *R* Myotom; *x* Ektoderm; *Df* Splanchnopleura; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *E* Mesocardium.

erfolgt durch das Ostium interventriculare, das durch eine von oben her vorspringende Falte eingeengt wird. Im weiteren Wachsthum erfolgt eine Drehung der Ventrikelschleife, der absteigende Schenkel der Schleife liegt dann links und der aufsteigende Schenkel rechts vor dem Vorhofstheil, welcher, sich allmälig verjüngend, in den Bulbus arteriosus übergeht; durch eine seitliche Einfaltung der Wand scheidet sich (bei Kaninchen nach *Born* am neunten Tage) der hinterste Herzabschnitt vom Vorhofstheile des Herzens und wird zum Sinus venosus, der bei den Amnioten das Blut der Dotter-,

Umbilical- und Körpervenen aufnimmt. Der Sinus schnürt sich allmälig vom Vorhofe ab und bleibt durch eine kreisförmige Oeffnung mit ihm in Verbindung; der rechte und linke Rand dieser Oeffnung bilden sich zu Klappen um (Valvulae venosae, Sinusklappen); die rechte Klappe tritt früher auf und ist stärker als die linke; beide Klappen vereinigen sich an der Hinterwand des

Fig. 334.



Vorderansicht eines 2·6 *mm* langen menschlichen Embryos, Construction von *His*.

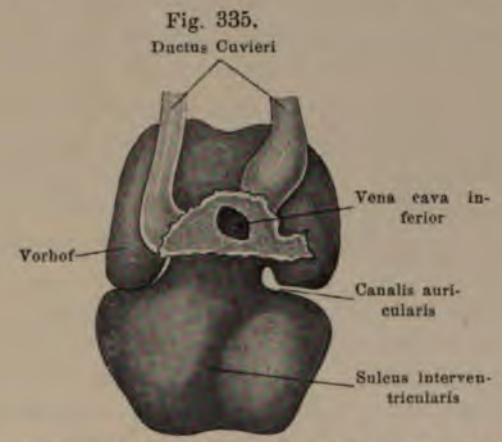
Vorhofes und laufen in eine als Klappenspannmuskel fungierende musculöse Leiste (Septum spurium) aus.

Allmälig wird die Verbindung der beiden Schenkel der Ventrikelschleife höher, und es kommt zu einer Verschmelzung der beiden Schenkel, deren ursprüngliche Trennung dann nur mehr durch den seichten Sulcus interventricularis (Fig. 335) angedeutet wird. Diesem entsprechend beginnt von unten die Bildung einer

das Interventricularostium einengenden Muskelleiste als Anlage des Kammerseptums.

Anfänglich hängt der Sinus venosus mit der Leberanlage zusammen; durch die Abschnürung von ihr entsteht, wie später dargelegt werden wird, das Herzende der unteren Hohlvene. Der Sinus venosus bleibt im Wachsthum sehr bedeutend hinter dem Vorhof zurück und macht dessen Lageveränderung mit; dadurch nämlich, dass sich die Leberanlage sehr rasch entwickelt, schiebt sie sich zwischen den Vorhof und den Ventrikel ein, und es kommt zur Ueberlagerung des Ventrikels durch den Vorhof; indem sich

Fig. 335.



Herz eines 7 *mm* langen menschlichen Embryos, von rückwärts gesehen, nach *His*.

weiterhin die oberen Abschnitte des Vorhofes um den Bulbus herumlagern, wachsen sie empor, so dass endlich der Vorhof vollständig oberhalb des Ventrikels liegt. Die Vergrösserung des linken Vorhofes erfolgt durch die Einbeziehung des Sinus venosus und die Vergrösserung des rechten Vorhofes durch die Einbeziehung der Lungenvenen.

Nach *Röst* lässt sich an den Herzen der Wirbelthiere die allmälige Einbeziehung des Sinus venosus in den rechten Vorhof verfolgen. Bei den Amphibien zeigt sie sich nur angedeutet; bei den Reptilien münden zwar auch noch alle Körpervenen zwischen den vollständig schlussfähigen Sinusklappen aus, aber innerhalb des Sinus findet sich eine mit freiem Rande endigende Platte (Sinusseptum), welche innerhalb des Sinusraumes die Mündung des

linken Ductus Cuvieri von der Mündung der Vena cava inferior scheidet. Bei den Laufvögeln erreicht das Sinusseptum einen so hohen Grad der Ausbildung, dass es fast bis an den Rand der rechten Sinusklappe vorrückt. Auch unter den Säugethieren zeigen sich noch bei den Monotremen und bei den Edentaten Reste der Sinusklappen. Der durch die Einbeziehung des Sinus venosus entstehende Theil der Vorhofswandung unterscheidet sich von der ursprünglich gebildeten Wandung durch das Fehlen der Musculi pectinati. Die frühere Grenze des Sinus venosus bleibt durch die Valvula Eustachii bezeichnet.

Von den beiden Schenkeln der Ventrikelschleife liegt der rechte Schenkel vor dem linken; der rechte Schenkel geht in den Conus arteriosus und der linke Schenkel in den Sinus venosus über. Die Ostia venosa liegen dementsprechend hinter den Ostia arteriosa, und aus dieser Lagerung der Ventrikelschenkel gegen einander erklärt sich das Vorlagern des Conus arteriosus, sowie die beim Erwachsenen vorhandene topographische Lage des rechten Ventrikels in der Nähe der Brustwand, während der linke Ventrikel nach rückwärts sieht.

Nachdem sich das Herz zu einem Schlauche umgestaltet hat, beginnen die rhythmischen Contractionen desselben; dies geschieht, noch bevor in dem Herzen hämoglobinhaltiges Blut zu sehen ist. Die rhythmischen Contractionen besitzen von Anfang an eine Regelmässigkeit; nur durch Abkühlung beginnen sie unregelmässig zu werden und kommen bei fortgesetztem Abkühlen endlich zur Ruhe. Wird hierauf das embryonale Herz neuerdings erwärmt, so kann man es zur Contraction wieder anregen, welche so lange fortdauert, als man eben die Temperatur auf der Höhe der Bebrütungstemperatur (beim Huhne) erhält. Dies ist der Fall sowohl am Herzen des Embryos innerhalb des geöffneten Eies, als auch an dem aus dem Ei herausgenommenen Embryo. Ja man kann diese Versuche am herauspräparierten Herzen, oder an einzelnen Stücken desselben, wobei ein Stück noch ungefähr den zwölften Theil des ganzen Herzens ausmachen muss, mit gutem Erfolge öfter wiederholen (*Schenk*).

Die Rhythmik der Contractionen beruht zu dieser Zeit noch nicht auf Nerveneinfluss (*Schenk*), da in diesem Entwicklungsstadium noch keine Differenzierung des Nervensystemes eingetreten ist; die

Rhythmik hängt wahrscheinlich mit speciellen Eigenschaften des Protoplasmas zusammen, indem dieses die Fähigkeit besitzt, sich rhythmisch zusammenzuziehen. Der Zeitpunkt des Beginnes rhythmischer Contractionen des Herzens lässt sich etwas schwerer feststellen. Das Hühnchenherz schlägt nach *Foster* und *Balfour* mit dem Venenende beginnend alsogleich nach seiner Entstehung. *Wernicke* glaubt, dass die ersten Contractionen durch den Reiz eines blutarmen Fluidums entstehen.

Wernicke fand bei Hühnerembryonen, dass in der zweiten Hälfte des zweiten Tages 90 Contractionen in der Minute, in der zweiten Hälfte des vierten Tages 90—176 und in der zweiten Hälfte des fünften Tages 128—176 Contractionen in der Minute erfolgen.

Bei Meerschweinchenembryonen, die wohl mit Zähnen und Haaren versehen waren, sah *Preyer* in zwei Fällen bei elektrischer Reizung nach Schliessung des Stromes eine Steigerung der Pulsfrequenz, so lange das Herz nicht abgekühlt war.

Mechanische Reize bedingen ebenfalls eine Frequenzsteigerung, während durch Wasserentziehung eine Abnahme der Frequenz eintritt.

Das Herz pulsiert lange Zeit, bevor das Herznervensystem gebildet ist; nach *His* jun. treten bei Scyllium die Herzganglien erst bei Embryonen von 13 *mm* auf, während die Contraction des Herzens schon bei Embryonen von 5 *mm* erfolgt. Das Herz des Hühnchens beginnt seine Schlagthätigkeit sofort nach der Bildung, nach *Preyer* in der 36. Stunde der Bebrütung, also ebenfalls unabhängig von einer Innervation. *Lussana* fand bei lebendgeborenen Acephalen ohne Halsmark, welche nicht athmeten, eine normale Herzthätigkeit; es lässt sich daraus schliessen, dass die Herzaction von der Gehirnthätigkeit nicht abhängig ist.

Von der Wirkung der chemischen Reize ist zu bemerken, dass Ammoniakdämpfe, welche den quergestreiften Muskel im Allgemeinen zur Contraction reizen, auf die Elemente des embryonalen Herzens tödtend einwirken. Bringt man ein embryonales Herz oder Stücke desselben bis auf 48—50° C., so kann man durch Abkühlen bis zur Bebrütungstemperatur keine Contraction mehr hervorbringen.

Das Herz des Forellenembryos sah *Preyer* am 44. Tage der Befruchtung bei geschlossener Eihülle pulsieren; die Pulsfrequenz

stieg im geheizten Zimmer. Nach dem Eröffnen der Eihülle ändert sich die Herzthätigkeit wesentlich. Man kann das Füllen und das Entleeren des Herzens sehr deutlich mit der Lupe wahrnehmen. 69 Tage nach der Befruchtung zählte *Preyer* im intacten Ei 57 Systolen in der Minute. Die Anzahl der Contractionen nimmt späterhin bei dem Thiere zu, so dass eine bereits pigmentierte Forelle, deren Dottersack sich schon verkleinerte, ungefähr am 88. Tage nach der Befruchtung 75 Schläge in der Minute zeigte. Bei einem Ei der Ringelnatter, das vielleicht eine Stunde zuvor abgesetzt war, schlug das embryonale Herz sehr kräftig 35mal in der Minute; an dem Embryo war bereits Pigment an den Augen vorhanden.

Kaliumnitrat wirkt als intensives Herzgift, während Natriumnitrat und Ammoniumnitrat indifferent sind. Aethylalkohol bewirkt ein rasches Ansteigen der Pulsfrequenz, führt aber bald zum diastolischen Herzstillstand; als Herzgifte wirken auch Atropin und Nicotin.

Beim Kaninchenembryo ist schon am neunten Tage die Herzthätigkeit im Gange. *Bischoff* sah die Herzaction bei einem 16 Tage alten Meerschweinchenembryo und bei einem 14 Tage alten Hundeembryo.

Aus der Beurtheilung der menschlichen Embryonen aus frühen Entwicklungsperioden, wie sie von *Thomson, Coste, His* etc. beschrieben wurden, geht hervor, dass das menschliche Herz bereits am 14. bis 15. Tage in deutlicher Weise angelegt ist. An dem *Coste*schen Embryo der dritten Woche ist bereits die S-förmige Krümmung ausgebildet; mit Rücksicht auf den Entwicklungsgrad bei den höheren Säugethieren ist anzunehmen, dass das Herz des menschlichen Embryos zu Anfang der dritten Woche zu schlagen beginnt. *Pflüger* hat an einem menschlichen Embryo der dritten Woche, welcher über Nacht zwischen zwei Uhrgläsern in den Eihüllen kalt aufbewahrt war, am anderen Morgen das S-förmig gekrümmte Herz sich contrahieren gesehen.

Der Puls des Embryos stimmt beim Menschen und bei den Säugethieren mit dem Pulse des mütterlichen Individuums nicht überein, da sie von einander unabhängig sind. Die mittlere Pulszahl im letzten Monate der Gravidität beträgt beim Menschen 140 Schläge, beim Rind und Schafe 120—140, bei der Ziege 170 und beim Hunde 210—224 Schläge in der Minute. Auf die Auscultation der

fötalen Herztöne im lebenden mütterlichen Körper machte zuerst *Lejumeau* 1822 aufmerksam. Man hört sie von der 17. Woche des menschlichen Intrauterinlebens an. Während der Geburtsthätigkeit nimmt die Frequenz der Herztöne etwas ab. Die hohe Frequenz der fötalen Herztöne lässt sich dadurch erklären, dass die Hemmungswirkung des Vagus im fötalen Leben noch nicht in vollem Masse zur Geltung kommt.

Für die gewöhnliche Frequenz von 140 Schlägen in der Minute ergibt sich eine Schlagdauer von 0·43 Secunden; von dieser Zeitdauer entfällt die Hälfte oder noch mehr auf die Systole der Ventrikel. Die Herzpause, also die Zeit der diastolischen Ruhe des Herzens, ist verhältnismässig kleiner als beim Erwachsenen; dadurch tritt der erste Herzton etwas deutlicher hervor. Für die Entstehung der Herztöne bei dem Embryo gibt es wohl keine auf ein Experiment gestützte Erklärung; doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie ebenso zu Stande kommen wie die Herztöne im Extrauterinleben.

In späteren Entwicklungsstadien wird der S-förmig gekrümmte Herzschlauch derart gestellt, dass das venöse Ostium gegen die Rückenwand und der arterielle Abschnitt gegen die Bauchwand gewendet ist. Am venösen Theile beobachtet man zwei kleine seitliche Hervortreibungen, die rundlich sind. Sie stellen die Anlage der Herzohren des embryonalen Herzens dar, welche während des Entwicklungslebens auffällig gross im Verhältnisse zu den übrigen Herzabschnitten werden; der freie Rand der Herzohren, welche anfangs nach beiden Seiten hin vorspringen, erhält Einkerbungen, welche dem Herzohr ein gefranstes Aussehen verleihen. Die Herzohren ragen mit diesem freien Rande mehr nach vorne und umgeben zum guten Theile den Truncus arteriosus, welcher unterdessen mehr nach vorne gerückt ist.

Die Verlängerung des venösen Ostiums geht in zwei Gefässröhren aus, welche die ins Herz mündenden Venen darstellen. Der venöse Abschnitt wird als Sinus venosus bezeichnet. Der venöse Abschnitt des Herzens mit den beiden Herzohren (Auriculae cordis) stellt uns die Vorkammer (Vorhof, Atrium) dar; er ist von dem übrigen Theile des Herzens, welcher die Kammer (Ventriculus) genannt wird, durch eine Verengerung getrennt, welche man nach *Haller* als Ohrcanal (Canalis auricularis) bezeichnet.

Die Verbindung zwischen Vorhof und Kammer wird durch eine querliegende enge Spalte gebildet; beim Hühnerembryo sahen *Lindes* und *Rokitansky* am dritten Brüttage am Ohrcanal eine $\left|\frac{x}{y}\right|$ förmige Spalte (x und y stellen die begrenzenden Auriculoventricularlippen dar, die nicht mit den bleibenden Atrioventricularklappen identisch sind). Die Spalte, welche beide Lippen von einander trennt, ist das Ostium auriculo-ventriculare, die Communication zwischen Vorhof und Kammer. Die beiden Lippen stehen zu der Querachse des Vorhofes parallel.

Bald wird das Herz in allen seinen Theilen auffällig grösser, es hört im Embryo der erste Kreislauf durch die Vasa omphalomesaraica auf, und statt dessen tritt bei den höheren Thierformen und dem Menschen der zweite Kreislauf durch die Aorta und die Vasa umbilicalia auf.

Während dieser Entwicklungsvorgänge verschieben sich die Schenkel der S-Krümmung, so dass der venöse Abschnitt mehr kopfwärts reicht; der arterielle rückt nach der entgegengesetzten Seite, bis beide in dieselbe Höhe zu liegen kommen. Dadurch wird der Truncus arteriosus, wie wir schon oben erwähnten, von den Herzohren umgeben.

Das Endothelrohr des Herzens liefert die auskleidenden Elemente der Herzwand und der Herzgefässe, das Muskelrohr liefert nur die Musculatur des Herzens, und das Pericard entstammt jenen Bindegewebselementen, welche von aussen her an das Herz herankommen, also dem splanchnischen Blatte.

Durch Neubildung von Muskelzellen in der Vorkammer beginnen in den Auriculae cordis stärkere trabeculäre Wucherungen, ebenso wie in der Wandung der Kammer. Wir haben daher an der inneren Oberfläche bereits eine Andeutung eines cavernösen Baues mit einem centralen Binnenraum, der mit den Seitencavernen in der Wandung communiciert. Das Endothelrohr legt sich jetzt der Wandung des Herzens enger an. Das Herz besitzt nunmehr eine Vorkammer und eine Kammer, welche durch den Canalis auricularis von einander getrennt sind, dann ein arterielles Ostium mit dem Truncus arteriosus und ein venöses Ostium mit dem Sinus venosus.

Bei den Fischen bleibt das Herz auf dieser Stufe der Entwicklung stehen, ohne dass viele weitere Veränderungen vor sich

gehen würden. Nur die Auriculoventricularöffnung zeigt die einfachen membranösen Klappen, und der Truncus arteriosus lässt bei den Elasmobranchiern einen Conus arteriosus und einen Bulbus arteriosus unterscheiden, aus welch letzterem das Blut in die Kiemenschlagadern strömt.

Einen Uebergang zu dem Herzen mit zwei Kammern und zwei Vorderkammern findet man bei den Dipnoern; sowohl in dem Vorhof als auch in der Kammer und im Conus arteriosus findet man eine unvollständige Theilung. Im Herzen der Amphibien wächst vom Dache des Vorhofes eine Scheidewand, durch welche zwei Kammern entstehen; die rechte Kammer hängt mit dem Sinus venosus (Sinus reuniens) zusammen, die linke Kammer tritt mit den Lungenvenen in Verbindung; der Bulbus arteriosus ist bei den Urodelen entwickelt, er fehlt aber bei den Anuren. Bei den Vögeln und Säugethieren wird sowohl die Kammer als auch die Vorderkammer vollständig zweigetheilt, ebenso wie der Truncus arteriosus; damit ist die paarige Anlage in allen Herzabschnitten durchgeführt, und das Herz zeigt zwei Vorkammern, zwei Kammern, eine Aorta und eine Arteria pulmonalis, welch letztere noch durch längere Zeit durch den Ductus Botalli mit einander in Verbindung stehen.

Wir haben bereits oben erwähnt, dass der Vorhofabschnitt und der Ventrikelabschnitt durch eine schwache Einkerbung, den Canalis auricularis, getrennt sind. Der Vorhof setzt sich in den Sinus venosus, der Ventrikel in den Truncus arteriosus fort. Die Auricularabschnitte sind beim Hühnchen bereits am vierten Tage angedeutet. Das Septum im Ventrikel tritt in Form einer halbmondförmigen Leiste auf, welche gegen das Innere der Kammer vorspringt; sie geht von der hinteren unteren Wand der gemeinschaftlichen Kammer aus und zieht an die entgegengesetzte Seite. Am fünften Tage der Bebrütung ist die Scheidewand fertig; beim Menschen ist die Trennung der beiden Kammern in der siebenten Woche vorhanden. Aussen ist an der Oberfläche des Herzens eine seichte Furche zu bemerken, welche der Insertion der Kammerscheidewand entspricht; man bezeichnet diese Furche als Canalis interventricularis. Die rechte Kammer hat die Form einer Kolbenflasche, deren Hals als Bulbus aortae in die Kiemenschlagadern des Embryos übergeht; die linke Kammer ist mehr

rundlich. Das Septum der Kammer besteht aus netzförmig angeordneten Muskelbalken, wird aber beim Menschen und den Säugethieren späterhin durch Bindegewebe verdichtet, während bei Fischen und Amphibien das schwammige Gefüge erhalten bleibt.

Noch vor der Anlage der Kammerscheidewand beginnt die Ausbildung des Vorhofsseptums. Dieses legt sich als Vorsprung an der oberen und hinteren Wand an und wächst nach abwärts gegen den Canalis auricularis. Es kommt aber nicht zur vollständigen Trennung der beiden Vorhöfe, da während des Wachsthums der Scheidewand in ihrem oberen Abschnitte eine Oeffnung entsteht, welche die Communication der beiden Vorhöfe vermittelt; diese Oeffnung wird als Foramen ovale des Vorhofes bezeichnet. Sie kommt durch Confluenz mehrerer kleinerer Oeffnungen zu Stande und erscheint je nach der Circulationsentwicklung bald grösser, bald kleiner.

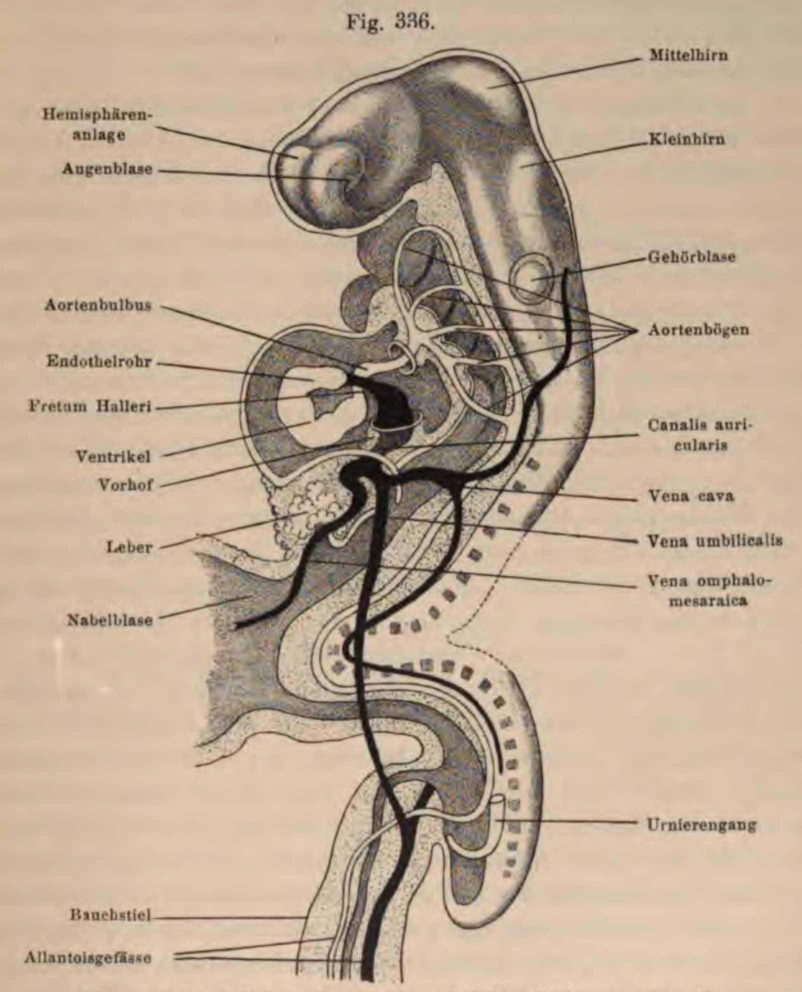
Das Foramen ovale ist während des ganzen fötalen Lebens offen und schliesst sich beim Menschen erst einige Zeit nach der Geburt; manchmal erscheint aber das Foramen ovale auch beim Erwachsenen nicht vollständig geschlossen. Die dickere Muskelleiste, welche an dem oberen Rande des Foramen ovale sichtbar ist, wird zum Limbus Vieussenii; ihr entspricht eine scharfe Falte an dem unteren Rande, die Valvula foraminis ovalis. Im dritten Monate sind beim Menschen die beiden Leisten deutlich sichtbar.

Die Vorhofscheidewand wächst bis zur Auriculoventricularöffnung herab und wirkt bei der Trennung des Ohrcanales in eine linke und eine rechte Atrioventricularöffnung mit. Am Ohrcanale treten um diese Zeit bindegewebige Wülste als Verdickungen auf, welche *F. Schmidt* als Endothelkissen und *Born* als Endocardkissen bezeichnet; diese vereinigen sich von der vorderen und der hinteren Wand des Canales aus und bilden eine Scheidewand, welche den Ohrcanal in zwei Abschnitte trennt; dadurch entstehen zwei Canäle, welche auf jeder Seite eine Verbindung zwischen Vorhof und Ventrikel herstellen. Als Rest dieses Endocardkissens sind die häufig zu beobachtenden warzigen Erhabenheiten an den Atrioventricularklappen der Erwachsenen zu betrachten.

Nach den Angaben von *Lindes* und *Rokitansky* gewahrt man am Hühnerembryo, dass von der hinteren Auriculoventricularlippe eine Leiste längs der Wand des hinteren Vorhofes hinzieht und da

mit einer Falte, die von der oberen Wand des Venensackes kommt, zusammentrifft. Am vierten Tage hängt das Vorhofseptum courtinenartig in den Vorhofsraum mit unterem freien Rande hinein. Bald

Fig. 336.



Anatomie eines 3·2 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

erreicht dieser freie Rand die Auriculoventricularklappen, verwächst mit ihnen, und wir haben eine vollständige Scheidewand der Vorkammer und zwei Atrioventricularostien. Diese Scheidewand ist mehrfach durchbrochen, die Lücken sind von einem zottig-filzigen

Balkenwerke begrenzt. Es fehlt somit anfangs ein offenes Foramen ovale.

Die durchbrochene Scheidewand bildet sich erst später zur bleibenden Scheidewand der Vorkammer aus. Das Gitter soll durch vielfache, durch den Blutdruck veranlasste Durchbrüche des Blutes vom rechten Vorhofe her zu Stande gekommen sein.

In ähnlicher Weise erklärt *Bernays* das Zustandekommen der Atrioventricularklappen. Die Ausdehnung der venösen Ostien hält nämlich mit der Ausdehnung der Ventrikelhöhle nicht gleichen Schritt; ihre mit den Muskelbalken des Ventrikels in Verbindung stehenden Umrandungen werden unterminiert und ragen nun frei als Klappen in die Ventrikelhöhle hinein.

Mit der Ausbildung der Scheidewand im Truncus arteriosus erfolgt erst der Abschluss der Ventrikeltheilung. Das arterielle Ende des Herzens ist in seinem Uebergange in den Truncus arteriosus bedeutend verengt; man bezeichnet diese verengte Stelle als Fretum Halleri; das sich daran schliessende erweiterte Stück bildet den Bulbus aortae (Fig. 336); bald aber verschwindet die Verengerung. Die Wandung des Aortenbulbus besteht anfangs wie das Herz aus einem Muskelrohr und einem Endothelrohr, die ursprünglich durch Flüssigkeit von einander getrennt sind und nur durch fädige Brücken mit einander zusammenhängen; allmälig bildet sich in diesem Raume zwischen den Verbindungsfäden Bindegewebe, das zur Intima wird, während das Muskelrohr in die Tunica media übergeht. Im Anfangstheile des Bulbus aortae ist der Endothelschlauch abgeplattet, das Lumen ist spaltförmig, am Conus arteriosus sagittal gestellt und allmälig in die transversale Richtung übergehend. Im oberen Theile des Bulbus ist das Lumen cylindrisch. Das Bild der Spalte verändert sich dadurch, dass zwei halbcylindrische Verdickungen an den Seitenwänden des Aortenbulbus auftreten und einander entgegenwachsen, wodurch der ursprüngliche Gang in zwei auf dem Querschnitte dreieckig erscheinende Gänge zerlegt wird; diesen Wülsten entspricht aussen eine Furche, in ähnlicher Weise wie die Kammerscheidewand durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Durch die Vereinigung der beiden Wülste wird der Truncus arteriosus in einen rechten und einen linken Theil geschieden; der linke Theil liegt mehr nach vorne und wird zur Arteria pulmonalis, während der rechte Theil mehr

nach hinten liegt und zur Aorta wird. Das Septum des Truncus arteriosus wächst nach unten dem Kammerseptum entgegen und vereinigt sich mit ihm; so wird die vollständige Trennung des rechten und des linken Ventrikels vollendet; die Verwachsungsstelle bleibt zeitlebens dünner als der übrige Theil des Septums und wird als Pars membranacea septi bezeichnet. Bei den Reptilien kommt die Verwachsung nicht vollständig zu Stande, und es kommt zur Bildung des Foramen Panizzae. Auch bei den Marsupialien ist nach *Rösl* die Oeffnung noch zur Zeit der Geburt erhalten und schliesst sich erst nach der Geburt.

Nach der Differenzierung der Gewebe in der Wandung des Truncus arteriosus unterscheidet man eine deutliche Adventitia, welche auch nach der Bildung des Septums anfangs die beiden Gänge als eine gemeinschaftliche Hülle umgibt; dadurch, dass sich das Septum entsprechend umgestaltet, werden die beiden Gefässe von einander vollständig getrennt und die Aorta der linken Kammer und die Pulmonalarterie der rechten Kammer zugetheilt.

Bei der Theilung des Truncus arteriosus bilden sich auch die Semilunarklappen, welche beim Menschen in der siebenten Woche gesehen wurden. Sie stellen zu dieser Zeit nach *Kölliker* halbmondförmige Wülste der Media und Intima dar. Nach *Gegenbauer* treten im Truncus vier Vorsprünge auf und geben eine Figur. Zwei einander gegenüberstehende Klappen werden bei der Theilung durchschnitten und so in jedem der beiden Lumina drei Klappen gebildet.

Die Atrioventricularklappen stellen anfangs einen verdickten Randtheil der Atrioventricularöffnung dar, der ziemlich musculös ist und von Bindegewebe überzogen wird; er springt ziemlich stark gegen das Lumen des Herzens vor. *Bernays, Born, His* haben sich in neuerer Zeit mit der Entwicklung der Klappen beschäftigt. Ist einmal die Trennung in beide Ventrikel erfolgt, so zeigt die Oeffnung, welche die Kammer mit der Vorkammer verbindet, eine dreieckige Gestalt, die sich an der rechten Herzhälfte dauernd erhält; daher kommt es an der rechten Atrioventricularöffnung zur Entwicklung von drei Klappenzipfeln, während an der linken nur zwei Klappenzipfel bleiben.

Die Herzwandung wird allmälig zu einem Netzwerk von Muskelbalken umgestaltet, welche an dem bindegewebigen Bande des Ostium atrioventriculosum oder der künftigen Klappe festhaften. Bei niederen Thieren bleiben diese Verbindungen längere Zeit erhalten; bei den höheren Thieren bilden sich musculöse Stränge aus, deren gegen die Klappe zuführende Ausläufer bindegewebig werden; der musculöse Theil wird zu den Papillarmuskeln, der bindegewebige Theil zu den Chordae tendineae. Beim Menschen sind im fünften Monate die Muskelstränge mit den Sehnenfäden ausgebildet; die Sehnenfäden haften an der unteren Fläche der Papillarmuskeln.

Die Herzkammern sind unterdessen erweitert worden; die Papillarmuskeln treten bereits bei den Contractionen des Herzens in Action und haben die Aufgabe, das Umschlagen der Klappenzipfel gegen den Vorhof zu verhindern.

Aus dem Geschilderten ergibt sich, dass, wie *His* nachgewiesen hat, die Grundform des Herzens einer Schleife mit verschränkt stehenden Schenkeln, einem hinteren absteigenden und einem vorderen aufsteigenden Schenkel entspricht. Das ursprünglich hufeisenförmige Mittelstück der Schleife liefert die Ventrikel, das hintere Endstück die Vorhöfe, das vordere Endstück die grossen Arterienstämme. Die beiden Enden der Schleife sind an der Brustwand befestigt, das Mittelstück ist frei, dazwischen liegt eine quere Lücke, *Henle's* Sinus transversus pericardii. Die Verschränkung der Schenkel führt zu einer Einfaltung der Wand und zur Anlage der musculösen Ventrikelscheidewand; hiebei wird ein Theil der an der Oberfläche liegenden Muskelzüge in die Tiefe gezogen und so der Herzwirbel gebildet.

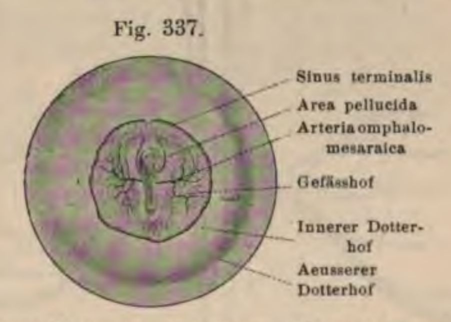
Die ringförmige Furche, welche die primäre Trennungslinie der rechten und der linken Hälfte darstellt, theilt sich in den Sulcus longitudinalis anterior, Sulcus longitudinalis posterior und den von diesem zur vorderen Längsfurche sich erstreckenden Sulcus circularis dexter, in welchen sich die beiden Coronararterien einlagern.

Nach *His* lässt sich die ursprüngliche Zugehörigkeit der Aorta zum rechten Herzen noch am Herzen des erwachsenen Menschen deutlich machen, wenn man die Ventrikelscheidewand von der Rückseite präpariert. Der Boden des Aorteneingangs ragt, wie sich *His* ausdrückt, gleich einem Erker in den rechten Ventrikel hinüber.

Der fötale Blutkreislauf.

Wir haben oben gesehen, dass sich anfänglich die Fortsetzung des arteriellen Endes des Herzens, der Truncus arteriosus, in der Gegend des ersten Kiemenbogens in zwei Aeste, die primitiven Aorten, theilt; die Aorten umfassen die Kopfdarmhöhle und bilden

Fig. 337.



Oberflächenansicht eines 50 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach *Duval.*

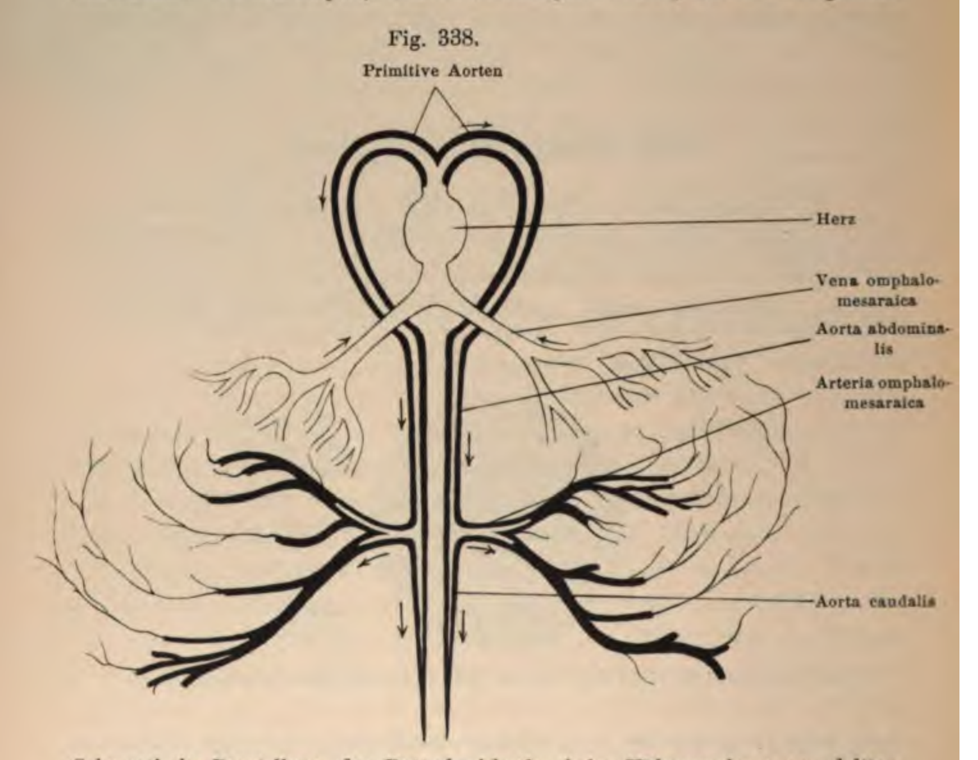
einen Bogen, um an der Rückenfläche des Embryos bis zum Schwanzende zu laufen. An Querschnitten findet man sie oberhalb des Darmdrüsenblattes zu beiden Seiten der Chorda dorsalis liegen.

Unter den von den Aorten abgegebenen Aesten zeichnen sich die Arteriae omphalomesaraicae (Fig. 337) durch ihre Stärke aus; sie führen die Hauptmasse des Blutes aus den Aorten in den Gefässhof und vertheilen sich hier in ein enges Gefässnetz. Die Rückführung des Blutes erfolgt mittelst mehrerer grösserer Venenstämme, den Venae vitellinae anteriores, laterales und posteriores, welche sich jederseits zu einem starken Gefässe, der Vena omphalomesaraica, verbinden, um in das venöse Ostium des Herzens einzutreten (Fig. 338). Die Dottergefässe haben einerseits die Auf-

gabe, dem Blute Sauerstoff zuzuführen, und andererseits erfolgt die Resorption der Dotterelemente auf dem Wege der Blutgefässe.

Aus dem Dotterkreislauf entsteht bei den höheren Wirbelthieren ein zweites mächtiges Gefässsystem, das in den fötalen Eihäuten, also ausserhalb des Embryos, sein Centralorgan findet; bei den Reptilien

Fig. 338.



Schematische Darstellung des Dotterkreislaufes beim Hühnerembryo am dritten Tage der Bebrütung, nach *Preyer*. Die hell gehaltene Bahn zeigt das vom Gefässhof kommende, gegen das Herz strömende Blut an, die dunkel gehaltene Bahn das in den Gefässhof vom Herzen abströmende Blut.

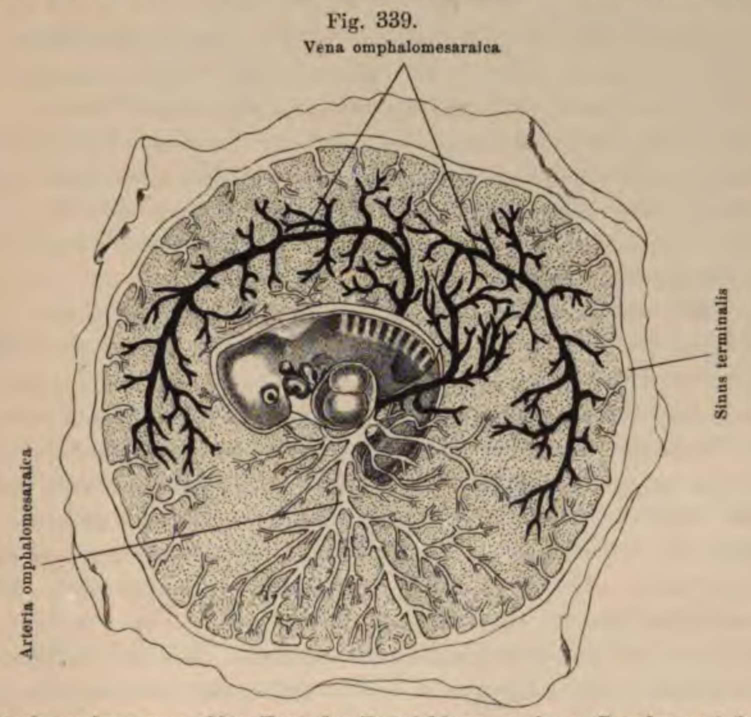
und den Vögeln ist es der Allantoiskreislauf, bei den placentaren Säugethieren der Placentarkreislauf (Fig. 339).

Aus dem Ende der beiden primitiven Aorten gehen zwei Blutgefässe hervor, welche in der Wand der Allantois liegen und sich hier zu einem dichten Capillarnetze auflösen (Arteriae umbilicales). Das Blut wird aus dem Capillarnetze durch zwei Nabelvenen (Venae umbilicales) zurückgeführt, welche in die *Cuvier*'schen Gänge

einmünden und so das Blut in den Sinus venosus ergiessen. Bei den Säugethieren wird das Blut durch die beiden Nabelarterien zum Mutterkuchen (Placenta) gebracht und durch die Nabelvenen zurückgeführt.

Der Dotterkreislauf und der Umbilicalkreislauf bestehen eine kurze Zeit neben einander. Anfänglich sind die Nabelvenen ganz

Fig. 339.



Kaninchenembryo vom elften Tage der Entwicklung, nach *van Beneden* und *Julin*. Die hellen Gefässzweige führen das Blut vom Gefässhofe in das Herz, die dunklen Zweige vom Herzen in den Gefässhof.

unscheinbare Gefässe; mit der fortschreitenden Resorption des Dottersackes nehmen sie an Stärke zu. Der Umbilicalkreislauf dient ebenso wie der Placentarkreislauf dem Athmungsprocesse und der Ernährung. Der Allantoissack des Hühnchens breitet sich nämlich in der Nähe der Luftkammer aus, so dass das in ihm kreisende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch treten kann. Erst wenn das Hühnchen die Eihülle mit dem Schnabel durchstösst und die in der Luftkammer befindliche Luft direct athmet, verliert der

Allantoiskreislauf seine Bedeutung. Die Lungenathmung tritt in Action, und die Nabelgefässe verkümmern. Bei den Säugethieren vermittelt die Placenta den Sauerstoffaustausch zwischen dem mütterlichen und dem fötalen Blute, und erst nach der Geburt tritt die Lunge an ihre Stelle.

Das arterielle System.

Am Kopftheile des Embryos bilden sich in der Höhe des Schlundes und der Mundhöhle einige wulstige Hervorragungen, die aus mesodermalen, dem Mesenchym angehörenden Elementen bestehen und einen ektodermalen Ueberzug besitzen. Diese Wülste erhalten bald eine bogenförmige Gestalt, sind paarig zu beiden Seiten angelegt und führen den Namen Visceralbögen oder Kiemenbögen. Bei den niederen Wirbelthieren reicht das Coelom bis in die Kiemenbögen hinein.

Man unterscheidet an jeder Seite fünf Kiemenbögen, von denen jeder ein Gefäss vom Truncus arteriosus erhält, der an der Bauchseite des Schlundes nach vorne zieht. Diese Gefässe werden als Kiemenarterien bezeichnet; sie vereinigen sich an der Dorsalseite des Schlundes jederseits zu einem gemeinsamen Stamme, aus dem ein Ast gegen das Gehirn zieht; dann vereinigen sie sich, ziehen nach rückwärts, um hier parallel neben der Chorda anfangs zwei, später vier Aortae dorsales zu bilden. Von ihr aus geht jederseits eine Arteria subclavia für die vorderen Extremitäten ab. Weiter entspringen aus ihr die Gefässe des Dottersackes, welche sich später zu der Arteria mesaraica umbilden, und für die hinteren Extremitäten die Arteria iliacae, ferner die Gefässe für das uropoetische System und die Allantoisgefässe bei den Allantoideen.

Bei den verschiedenen Thieren erleidet diese allgemeine Gefässanordnung mehrere Veränderungen. Bei den Fischen und bei den kiemenbesitzenden Embryonen überhaupt bleibt die ursprüngliche Anordnung am besten erhalten. Bei den im Wasser lebenden Embryonen bildet sich in jedem Kiemenbogen ein Capillarsystem, wodurch die Oberfläche des zur Athmung nothwendigen Gebietes vergrössert wird; die Capillaren sammeln sich zu einer Kiemenvene, welche das Blut in die Rückenaorta bringt. Dabei kommt es zur Ausbildung von Kiemenfäden, welche nicht an allen Kiemen auftreten.

Bei den Amphibien ist das Verhalten der Kiemenbögen dem bei den Fischen ähnlich. Doch findet ein Schwinden des ersten oder der zwei ersten Bögen statt und mit ihnen schwinden auch die zugehörigen Gefässe.

Bei den Amnioten sind ursprünglich auf jeder Seite fünf Kiemenbögen mit den entsprechenden Aortenbögen vorhanden, während bei den Amphibien nach *Boas* sechs Aortenbögen angelegt werden. *v. Bemmelen* fand auch bei den Embryonen von Lacerta agilis, Tropidonotus und dem Hühnchen zwischen dem vierten und fünften Aortenbogen noch einen kleinen Bogen, der dem fünften Aortenbogen der Amphibien und Dipnoern entspricht; *Zimmermann* konnte sich davon auch bei einem menschlichen Embryo, sowie bei Schaf- und Kaninchenembryonen überzeugen, so dass man jetzt von sechs Aortenbögen bei den Amnioten sprechen kann; da aber dieser kleine Aortenbogen vollständig zugrunde geht, so wird er in der nachfolgenden Beschreibung der Veränderungen der Aortenbögen nicht weiter berücksichtigt werden. Die erste Kiemenbogenarterie wird Mandibularast, die zweite Arterie Hyoidast genannt. Die drei anderen Arterien führen keine besonderen Namen; man bezeichnet sie als dritten, vierten und fünften Kiemenbogenast. Der Mandibularast und der Hyoidast verlieren ihre Bogenform; dies beginnt schon zu einer Zeit, bevor noch die hinteren drei Bögen mit Arterien versorgt werden. Zur Entwicklung von Kiemenfäden kommt es an den Kiemen der Amnioten nicht.

Bei menschlichen Embryonen von 2·6—3·2 *mm* Länge (Fig. 336 auf S. 391) sind fünf Aortenbögen vorhanden, und bei einer Länge von ungefähr 4 *mm*, wenn die Nackenkrümmung erfolgt, beginnt die Umwandlung der Aortenbögen zu bleibenden Gefässen. Aus dem dorsalen Theil der ersten und zweiten Kiemenbogenarterie entstehen beiderseits die Carotis interna, aus ihrem ventralen Theile die Carotis externa; diese Gefässe geben zwei Aeste ab, welche *His* als Arteria lingualis und Arteria maxillaris communis bezeichnet. Der dritte Bogen bleibt erhalten, führt das Blut in der Richtung gegen die Carotiden und bildet als Carotis communis das Anfangsstück des Carotidensystems. Der vierte und fünfte Bogen bilden sich viel mächtiger aus; der vierte Bogen setzt sich nach der Trennung des Truncus arteriosus in die Aorta und in die Pulmonalarterie mit der Aorta in Verbindung und wird links

zum bleibenden Arcus aortae, rechts zum Truncus anonymus; letzterer gibt nun zwei Aeste ab, von denen der eine bei den Embryonen bedeutend stärker entwickelt ist; er wird zur Arteria vertebralis und zieht mit seinen Verästelungen zur Medulla oblongata und zum Gehirn; der andere Ast erscheint viel schwächer und wird zur Arteria subclavia; mit der Ausbildung der Extremität in späteren Entwicklungsstadien wird die Arteria subclavia zu einem mächtigeren Gefässe und die Arteria vertebralis zu einem Nebenaste derselben. Die Subclavia der linken Seite entsteht aus dem Ende des vierten Aortenbogens als Ast des Arcus aortae.

Die Verbindungsstrecke zwischen dem dritten und vierten Bogen verschwindet vollständig. Der fünfte Bogen geht nach *Rathke* auf der rechten Seite ganz verloren, auf der linken Seite verbindet er sich mit der aus dem Truncus arteriosus hervorgegangenen Arteria pulmonalis, bleibt aber durch den Ductus arteriosus Botalli mit dem aus dem vierten Bogen hervorgegangenen Arcus aortae in Verbindung, so dass das aus der rechten Herzkammer in die Arteria pulmonalis einfliessende Blut in die Aorta descendens gebracht wird. Die Arteria pulmonalis gibt zwei Lungenästchen ab, welche später stärker werden, während der Ductus arteriosus Botalli an Grösse abnimmt und nach der Geburt ganz obliteriert. Nach *His* gibt beim Menschen der linke Pulmonalisbogen nicht beide Aeste der späteren Arteria pulmonalis ab, sondern ähnlich wie bei den Reptilien geht der rechte Pulmonalisast aus dem rechten und der linke Pulmonalisast aus dem linken Anfangsstück der Pulmonalis hervor. Die Verbindungsstrecke zwischen dem vierten und fünften Bogen geht auf der rechten Seite in die Subclavia über und wird zur Arteria axillaris, auf der linken Seite wird die Verbindung zwischen dem vierten und fünften Bogen zum Uebergangstheil des Arcus aortae in die Aorta descendens. Damit ist eine gewisse Theilung des Gefässgebietes vollzogen; die Aorta descendens sendet ihr Blut ausschliesslich in Gefässe der linken Seite; die Gefässe der linken Seite erhalten späterhin ein noch stärkeres Uebergewicht über die der rechten Seite, so dass die Gefässe der rechten Seite dann als Aeste der linksseitigen Gefässe erscheinen.

Bei den Vögeln entwickelt sich der Arcus aortae auf der rechten Seite statt auf der linken, was zuweilen als Abnormität auch beim Menschen vorkommt.

Die Gefässe in der Nähe des Herzens zeigen ebenso wie das Herz Lageveränderungen, durch welche sie tiefer gegen den Thorax hinabsteigen. Hieraus erklärt sich die Lage des N. laryngeus inferior, der anfangs um den vierten Kiemenbogen als kleines Aestchen gelegen hat und nun tiefer rückt, so dass er beim Menschen auf der linken Seite sich um den Aortenbogen und auf der rechten Seite um die Subclavia herumschlingt.

Aus der absteigenden Aorta gehen in regelmässigen Abständen Arterienzweige (Segmentalarterien) ab, welche anfänglich zwischen je zwei Ursegmenten verlaufen und später den Wirbelkörperanlagen entsprechen.

Die zwei vordersten dieser Arterienäste gehören dem Hinterhauptsgebiete des Schädels an, jede folgende entspricht einem Wirbelkörper. Die erste Segmentalarterie verläuft mit dem N. hypoglossus und bildet sich frühzeitig zurück; die zweite Segmentalarterie setzt sich nach *His* als Arteria vertebralis cephalica in die zunächst paarige Arteria basilaris des Gehirns fort, welch letztere sich an der Ventralfläche des Gehirns mit dem Endzweig der Carotis interna verbindet und den Circulus Willisii bildet; durch Verschmelzung der beiderseitigen Basilararterien wird die Arterie einfach. Nach *Hochstetter* ist auch die Arteria subclavia eine Segmentalarterie; in frühen Stadien entspringt sie aus dem Aortenstamme selbst, rückt aber später auf die dorsalen Aortenwurzeln über und entspricht der Segmentalarterie an dem sechsten Cervicalkörper.

Von einer der Segmentalarterien im Gebiete der Anlage der hinteren Extremität erfolgt nach *Hochstetter* (bei Kaninchenembryonen vom Ende des elften Tages) die Entwicklung einer Gefässbahn (Arteria iliaca communis), welche in der Leibeswand verlaufend mit der Arteria umbilicalis in Verbindung tritt, sich rasch erweitert und die Zufuhr des Blutes zur Allantois und Placenta übernimmt. Die ursprüngliche Arteria umbilicalis ist ein aus der Aorta direct abgehendes Gefäss, welches an der medialen Seite des *Wolff*'schen Ganges vorbei in das dorsale Darmgekröse und von diesem zur vorderen Bauchwand und zur Allantois führte; wenn die aus der Segmentalarterie entstehende Gefässbahn mit der Umbilicalarterie in Verbindung getreten ist, so obliteriert die ursprüngliche Umbilicalarterie und das neue Umbilicalgefäss sendet Gefässe in die Anlage der hinteren

Extremität hinein, so dass also die Arteria iliaca communis sowohl die Nabelarterie als auch die Arterie der hinteren Extremität abgibt. Die Arterie der hinteren Extremität verläuft mit dem Plexus ischiadicus und seiner Fortsetzung, dem Nervus ischiadicus, zum Oberschenkel (Arteria ischiadica) und setzt sich auf den Unterschenkel fort. Späterhin, wenn sich aus der Arteria iliaca ein neues Gefäss, die Arteria femoralis, entwickelt hat, geht der Oberschenkelantheil der Arteria ischiadica zugrunde und erhält sich nur in einem kurzen Stück als Arteria comes nervi ischiadici, so dass die Arteria femoralis der Hauptstamm der unteren Extremität wird. Beim Menschen ist es nach *Hochstetter* die Arterie des vierten Lumbalsegmentes, welche an die hintere Extremität einen Gefässast abgibt.

Die Darmarterien sind ursprünglich in grösserer Zahl vorhanden; sie reducieren sich beim Menschen und bei den höheren Säugethieren bald auf drei unpaarige Stämme, die Arteria coeliaca, die Arteria omphalomesaraica und die Arteria mesenterica inferior. Mit der Rückbildung des Dotterkreislaufes schwindet der periphere Theil der Arteria omphalomesaraica und der ins dorsale Darmgekröse ziehende Abschnitt sendet als Arteria mesenterica superior zahlreiche Zweige zum Darm. Die Aorta setzt sich dann bis an das Sacralende als Arteria sacralis media fort, welche bis zur Steissdrüse hinzieht.

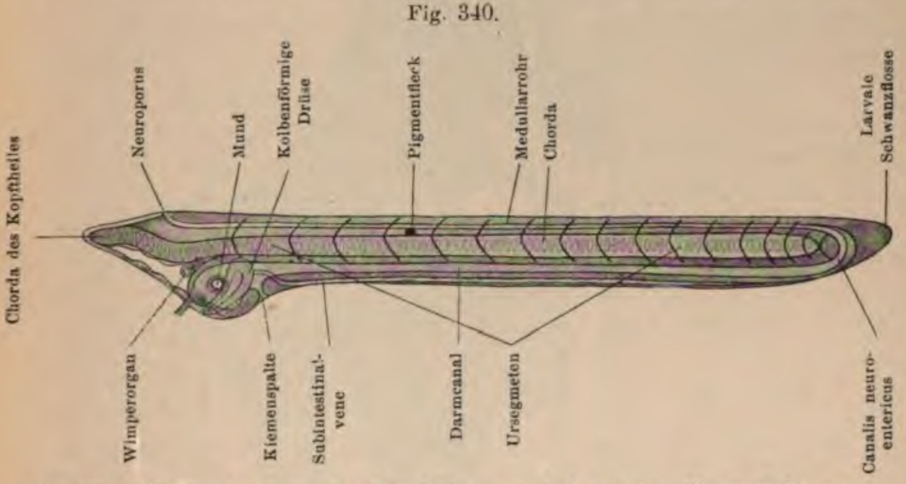
Das venöse System.

An Querschnitten von Amphioxus- und Elasmobranchierembryonen, welche so weit entwickelt sind, dass der Darmcanal und die Leibeswand abgeschlossen erscheinen, sieht man an der unteren Fläche des Darmes den Durchschnitt einer Vene, welche *Balfour* als Subintestinalvene (Fig. 340) bezeichnet. Wie die Aorta unter der Chorda dorsalis dorsalwärts vom Darm parallel mit der Achse als Rückenaorta zieht, so zieht auch die Subintestinalvene unterhalb des Darmes in den Mesenchymgebilden, welche das Darmepithel umgeben, parallel mit der Längsachse bis zur Cloake und von der Cloake weiter hinaus in den Schwanz des Embryos; in der Nähe der Cloake spaltet sich die Vene in zwei Aeste, welche aber nach kurzem Verlaufe wieder in einen einfachen Stamm zusammenfliessen. Man kann an der Vene einen präanalen und einen postanalen Abschnitt unterscheiden. Der postanale Abschnitt stellt

uns die Caudalvene des grösseren Fischembryos dar und vereinigt sich mit den paarigen Cardinalvenen. Der präanale Theil der subintestinalen Vene löst sich in eine Anzahl kleinerer Gefässe auf. Die um die Cloake liegenden zwei Aeste verschwinden ebenfalls, und es bleiben dann nur die Cardinalvenen als die Fortsetzungen der Caudalvene übrig.

Bei den Cyclostomen treten nach *Goette* zuerst zwei Venen auf, welche vom Sinus venosus entstehen, rechts und links zwischen den Leberschläuchen wandungslose Lacunen bilden und caudalwärts auf

Fig. 340.



Amphioxuslarve mit Anlage der Mundöffnung und der ersten Kiemenspalte, von der linken Körperseite gesehen, nach *Hatschek*.

die ventrale Fläche des Darmes übergehen (Darmlebervenen); hier vereinigen sie sich zu einer Vena subintestinalis; aus Zweigen der Darmlebervenen gehen die Cardinalvenen hervor, welche an Grösse zunehmen, während sich die Darmlebervenen von der Subintestinalvene trennen. Letztere bildet die Wurzel der Pfortader.

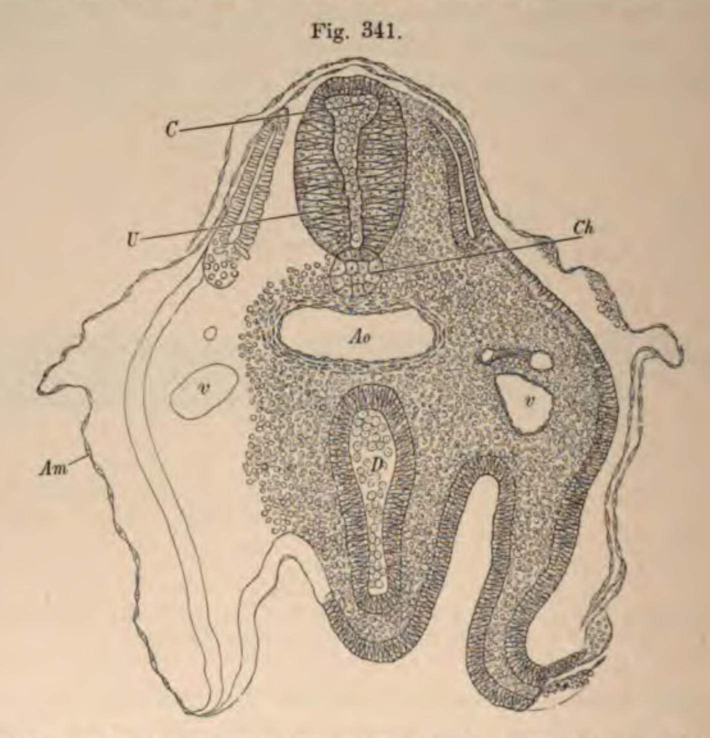
Bei den Selachiern treten nach *Hofmann* und *Rabl* zuerst die zwei Venae omphalomesaraicae auf, welche in die Subintestinalvene übergehen, und sich mit der Dottervene vereinigen.

Die bei den Teleostiern als erste Vene auftretende Subintestinalvene beginnt im Schwanze des Embryos, umgreift mit zwei sich vereinigenden Aesten den Afterdarm und verläuft ventral vom Darme zum Dottersacke, in den sie übergeht. Aus der Subintestinalvene

entspringt noch ein Ast, der den Dottersack versorgt, und der das Blut gegen die Leber führt, von welcher aus es durch die Lebervenen in den Sinus venosus eintritt. Nach *Balfour* nimmt das Pfortadersystem seinen Ausgang von der Subintestinalvene.

Bei Salamandra ist die erstauftretende Vene die unpaare Dotterdarmvene, welche in der Mittellinie des caudalen Abschnittes

Fig. 341.



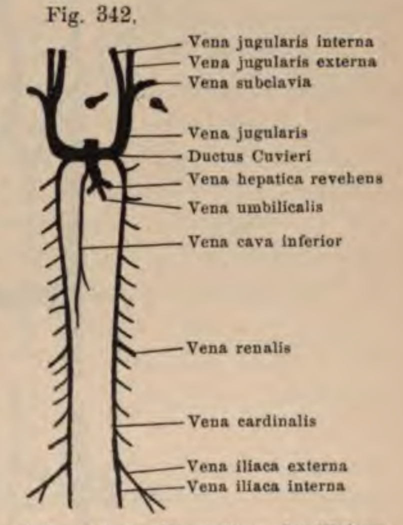
Durchschnitt eines Kaninchenembryos in der Höhe des Vorderdarmes. *C* Centralcanal; *Ch* Chorda dorsalis; *U* Wand des Centralnervensystems; *Ao* Aorta; *v* Cardinalvenen; *Am* Amnion; *D* Vorderdarm.

des Dottersackes ventral verläuft und links von der Leberanlage zum Sinus venosus zieht; sie entspricht der Subintestinalvene und ihrer Fortsetzung, der linken Dotterdarmvene der Selachier; bei der Weiterentwicklung der Leber zerfällt diese Vene in ein Gefässnetz, das von der Pfortader das Blut erhält und es an die Vena hepatica revehens abgibt. Bei Bombinator entwickelt sich nach *Goette* der Pfortaderstamm aus der linken Dotterdarmvene.

Bei den Reptilien wie bei sämmtlichen Amnioten treten auch zuerst die beiden Venae omphalomesaraicae auf, welche mit den später auftretenden Umbilicalvenen vereint in den Sinus venosus einmünden.

Mit den Cardinalvenen tritt ein System von paarigen Gefässen auf, welche das Blut aus dem Körper dem Herzen zuführen. Bei den Fischen finden sich vier paarige Cardinalvenen, zwei vordere und zwei hintere, welche sich miteinander vereinigen und durch zwei kurze Querstämme, die Ductus Cuvieri, in den Sinus venosus münden. Die vorderen Cardinalvenen (Jugularvenen), die auf den Durchschnitten zu beiden Seiten der Aorta liegen (Fig. 341), führen das Blut aus dem Kopfe, den Sinnesorganen und der Halsgegend in das Herz; die hinteren Cardinalvenen, welche auf den Durchschnitten dorsal vom *Wolff*'schen Körper liegen, führen das Blut aus dem Schwanztheile, aus dem *Wolff*schen Körper und aus dem übrigen Theile der Körperwandungen in das Herz zurück (Fig. 342).

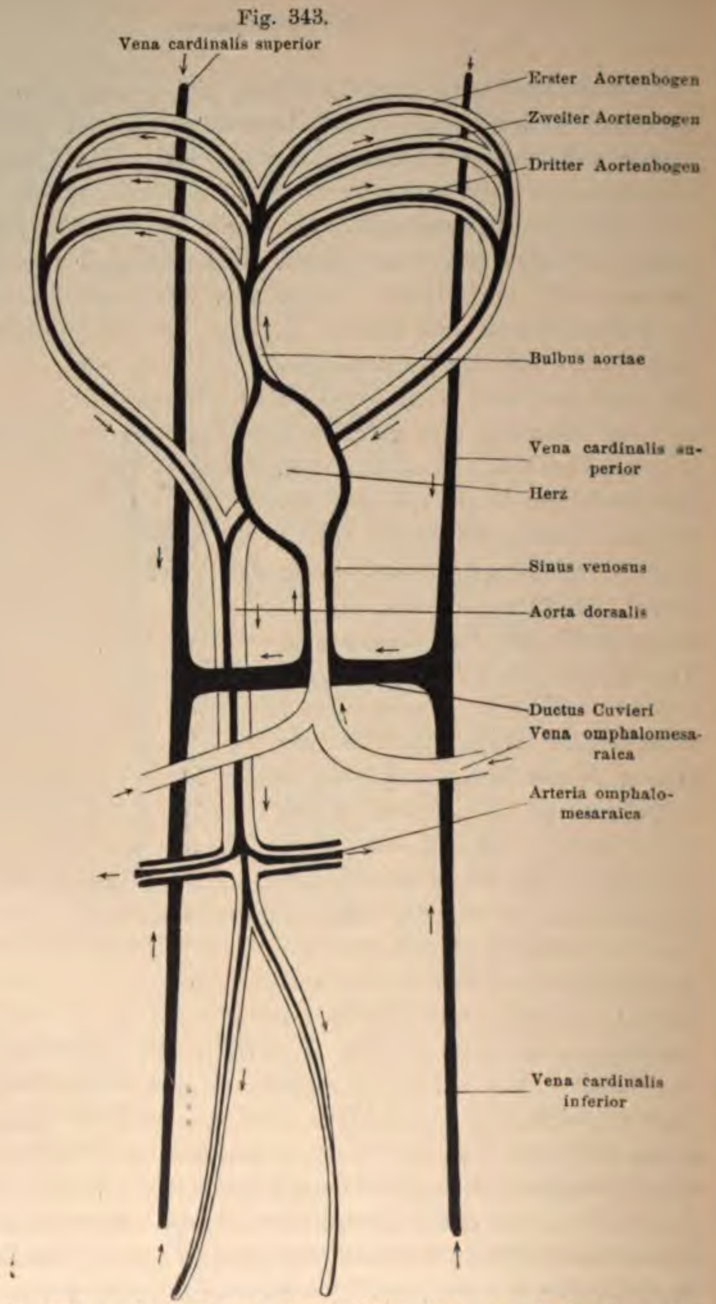
Fig. 342.



Schematische Darstellung der Urform des Venensystems, nach *Hertwig*.

Bei den über den Fischen stehenden Wirbelthieren, den Amphibien, Reptilien und Vögeln, entstehen anfangs die Cardinalvenen ähnlich wie bei den Fischen (Fig. 343). Zuerst treten die Venae cardinales anteriores auf, welche sich, wie *Kölliker* beim Hühnerembryo zeigte, auf dem Wege des Mesocardiums mit dem vereinigten Stamme der Vena omphalomesaraica zum Sinus venosus vereinigen; unmittelbar nach ihnen entstehen die Venae cardinales posteriores, die sich jederseits dort, wo die vorderen Cardinalvenen gegen die seitliche Leibeswand umbiegen, zu einem gemeinschaftlichen Stamme, dem Ductus Cuvieri, vereinigen. In die vordere Cardinalvene geht die Jugularvene und die Vena subclavia mit einem grösseren Hautast über; in die hinteren Cardinalvenen ergiessen

Fig. 343.



Schematische Darstellung des Blutkreislaufes im Hühnerembryo zu Ende des vierten Bebrütungstages, nach *Preyer*. Die helle Bahn deutet das mit Sauerstoff und Nährstoffen versehene, vom Dottersack stammende Blut an, die dunkle Bahn zeigt den Weg des von den embryonalen Geweben herkommenden Blutes.

sich die Caudalvene und die Vena hypogastrica, welche die primitive Vene der hinteren Extremität ist. Nun tritt ein unpaarer Venenstamm hinzu, der die Vena cava inferior der Erwachsenen bildet und sich mit der rechten hinteren Cardinalvene vereinigt.

Das Venensystem des Darmes beginnt mit der Entwicklung der in den Sinus venosus einmündenden Dottervenen. Die Dottervenen werden bald von der Leber umgeben, lösen sich in ein Capillarsystem auf und vereinigen sich mit Venen aus dem Darmtracte. Bei den Amphibien und Reptilien existiert ein Nierenpfortadersystem, welches sich zwischen die Vena cava inferior und den hinteren Abschnitt der Cardinalvenen einschiebt.

Ferner finden wir bei den höheren Wirbelthieren, dass bei dem Auftreten der Lungen vom Herzen zu den Lungen venöse Gefässe ziehen, welche als Lungenvenen bezeichnet werden.

In den Sinus venosus werden die Dottervenen und die Vena cava inferior aufgenommen; die Cava inferior sammelt das Blut aus den Nieren, dem Schwanze und den hinteren Extremitäten; die Dottervenen durchbohren die Leber und geben seitliche Aeste ab, welche als Venae hepaticae advehentes und revehentes bezeichnet werden. Die Dottervene nimmt auch das Blut aus der Allantois mittelst der Nabelvenen und aus dem Darmtracte mittelst der Mesenterialvene auf.

Bei den Säugethieren bilden die Venae omphalomesaraicae und die Umbilicalvenen nebeneinander liegende Stämme, die sich im Sinus venosus vereinigen. Die Omphalomesenterialvenen, die anfangs zu beiden Seiten des Darmes verlaufen, bilden später einen unpaaren Stamm, der in einer Spiraltour den Darm umschlingt und durch die Vereinigung mit der Vena mesaraica die Pfortader bildet. Beim Menschen und bei der Katze wurden zwei Venenringe um den Darm aufgefunden. Die Umbilicalvenen treten mit dem Lebervenennetze und mittelst eines mächtigen, entlang dem Ansatze des ventralen Darmgekröses die Leber durchsetzenden Venenstammes, des Ductus venosus Arrantii, mit den Venae omphalomesaraicae in Verbindung. Nach Ausbildung des unpaaren Stammes der Vena omphalomesaraica bleibt die am weitesten kopfwärts gelegene Anastomose zwischen beiden Venae omphalomesaraicae als Verbindung zwischen dem Leberabschnitt der Vena umbilicalis sinistra und

Vena portae erhalten und stellt nach der Geburt den linken Pfortaderast dar. Der proximale Abschnitt der linken Vena omphalomesaraica fungiert eine Zeit lang als Vena hepatica revehens und mündet in den Sinus venosus ein, geht aber später innerhalb der Leber eine Verbindung mit dem gemeinsamen Endstück der rechten Vena omphalomesaraica und des Ductus venosus Arrantii ein. Der proximale Abschnitt der linken Umbilicalvene sowie die rechte Umbilicalvene gehen vollständig zugrunde.

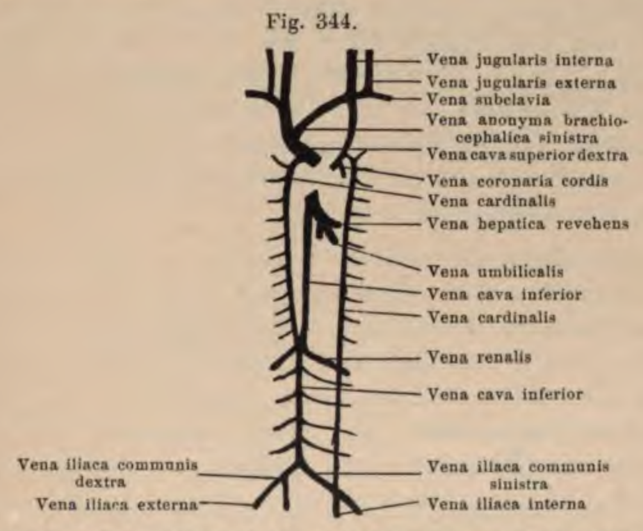
Aus deren Vereinigung entsteht die Vena portae (Pfortader), welche dann zur Vena cava inferior hinzieht.

Bei den Vögeln und Säugethieren ist die vordere Abdominalvene nur ein fötales Gefäss, welches die Allantoisvene aufnimmt. Ferner existiert bei diesen Thieren eine Communication zwischen der unteren Hohlvene, dem hinteren Theil der Cardinalvenen und den Venen der hinteren Extremitäten. Doch findet sich das Nierenpfortadersystem bei den Vögeln und Säugethieren nicht.

Bei den Säugethieren und beim Menschen sammeln sich in dem venösen Herzende die Dottervenen, die Nabelvenen, die Cardinalvenen und die Jugularvenen; die beiden letztgenannten verbinden sich auf beiden Seiten zum Ductus Cuvieri, der in die Vorkammer einmündet (vgl. Fig. 335 auf S. 383). Aus dem Ductus Cuvieri werden die oberen Hohlvenen, welche sich jederseits mit der von unten kommenden Nabelvene vereinigen und in das Septum transversum eintreten; beim menschlichen Embryo nimmt der so gebildete Hauptvenenstamm die vom Darm aufsteigende Dottervene auf und vereinigt sich mit dem entsprechenden Stamme der anderen Seite. Diese beiden Venenrohre bilden zusammen ein queres Sammelgefäss, das über der Leberanlage und unmittelbar unter dem Zwerchfelle liegt und von *His* als Sinus reuniens bezeichnet wurde; er mündet an jener Stelle in den Vorhof ein, wo das Zwerchfell in die Muskelwand des Herzens übergeht. Allmälig hebt sich dieser Venensinus und treibt den Zwerchfellüberzug vor sich her. Das emporgehobene Feld wird durch eine von unten her einschneidende Furche umschnürt und gestaltet sich zu einem zwischen Zwerchfell und Vorhof eingeschobenen Sack, dem Saccus reuniens (*His*), der an der Rückseite und am oberen Ende die zufliessenden Venen aufnimmt und vorne mit dem Herzvorhof in Verbindung steht.

Von den in den Sinus reuniens einmündenden Venenstämmen erhalten in Folge der Nackenkrümmung die beiden oberen Hohlvenen eine steilere Richtung, sie treten von oben herab zum Venensinus hin, und je mehr sich dieser aus der Zwerchfellfläche heraushebt, desto mehr zieht er sich in zwei gekrümmte Verlängerungen aus, welche *His* als Cornua bezeichnet, und in welche die Hohlvenen eintreten. Beim Fortschreiten der Entwicklung wird der Sinus in den Herzvorhof aufgenommen; für sein linkes Horn und

Fig. 344.



Schematische Darstellung der Entwicklung des Venensystems bei Reptilien, Vögeln und vielen Säugethieren, nach *Hertwig*.

sein Mittelstück bleibt nach *His* die Verbindung mehr äusserlich, er persistiert als bestimmt abgegrenztes Gebilde in Gestalt des Sinus coronarius. Das rechte Horn dagegen senkt sich tief in den Vorhof ein, und seine Wandung verwächst mit der Wand des Vorhofes; die Verwachsungsstelle erhält sich aussen in einer Furche, welche auf der rechten Seite von der Einmündungsstelle der Cava superior zu derjenigen der Cava inferior hinzieht (Sulcus terminalis) und an der Innenseite in Gestalt einer Leiste (Taenia terminalis), welche die Enden der Musculi pectinati aufnimmt und das durch diese Muskeln charakterisierte Vorhofsgebiet vom glatten Gebiete des Sinus reuniens abtrennt.

Die beiden Ductus Cuvieri erhalten sich bei niederen Säugethieren als obere Hohlvenen; bei den höheren Thieren entsteht eine Anastomose der beiden oberen Hohlvenen (Fig. 344), in Folge welcher die linke Hohlvene ihre Function verliert und der Anastomosenast zur rechten Hohlvene an Stärke zunimmt; endlich bleibt nur der obere Theil der linken oberen Hohlvene bestehen und führt das Blut zur rechten oberen Hohlvene hin, so dass nur mehr eine obere Hohlvene in das Herz einmündet.

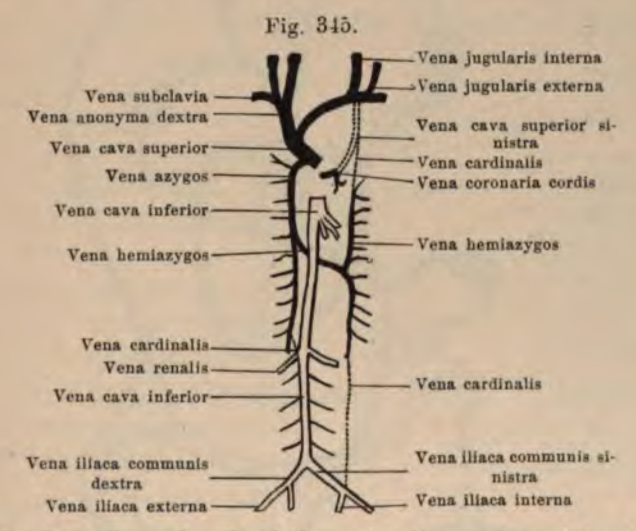
Die Jugularvenen sammeln das Blut aus dem Kopfe, die vorderen Cardinalvenen aus der vorderen Körperhälfte, und die hinteren Cardinalvenen nehmen das Blut aus der hinteren Körperhälfte, aus dem Genitaltracte und aus den hinteren Extremitäten auf. Neben ihnen entwickelt sich eine untere Hohlvene, welche allmälig die Rückführung des Blutes aus der unteren Körperhälfte übernimmt.

Nach *Hochstetter* unterscheidet man an der Cava inferior zwei verschiedene Abschnitte, einen kürzeren vorderen und einen längeren hinteren Abschnitt; der kürzere vordere Theil durchbohrt die Lebersubstanz und ist zwischen den Urnieren zu sehen, der längere hintere Theil bildet sich aus einem caudalwärts gelegenen Theile der rechten Cardinalvene. Der vorne entstandene Theil der Hohlvene tritt beim Menschen durch Queräste mit den beiden Cardinalvenen in Verbindung; dadurch erhält er einen grösseren Zufluss an Blut, und da die Bedingungen für die Strömung durch die Cava günstiger sind als die Bedingungen für die Strömung durch die Cardinalvenen, so nimmt die Hohlvene allmälig alles rückströmende Blut in sich auf (Fig. 345).

Die ursprünglich doppelten, später unpaar werdenden Venae omphalomesentericae steigen vor dem Darmrohr nach aufwärts und anastomosieren mit einander, so dass der Darm von Gefässringen eingefasst erscheint; *His* hat zwei Gefässringe gefunden und gibt an, dass sie sich mit ihren hinteren Abschnitten in der Höhe der Pankreasanlage verbinden. Mit der zunehmenden Bildung der Leberschläuche werden die Venae omphalomesaraicae innerhalb der Leber in ein Venennetz umgewandelt, und die Venae umbilicales werden von Leberschläuchen umwachsen. Die unteren Abschnitte der Dottervenen erscheinen dann als die zuführenden Lebergefässe,

und die Endstücke dieser Gefässe vor ihrem Eintritte in den Sinus venosus werden zu den Venae hepaticae revehentes, welche durch die nunmehr erfolgende Abschnürung des Sinus venosus von der Leber nach rechts hin verschoben werden; endlich kommt es zu einer Vereinigung dieser Gefässe mit der Vena Arrantii, und es entsteht ein kurzes Mündungsstück sämmtlicher aus der Leber hervorkommender Venenstämme; dieses Stück wächst in

Fig. 345.



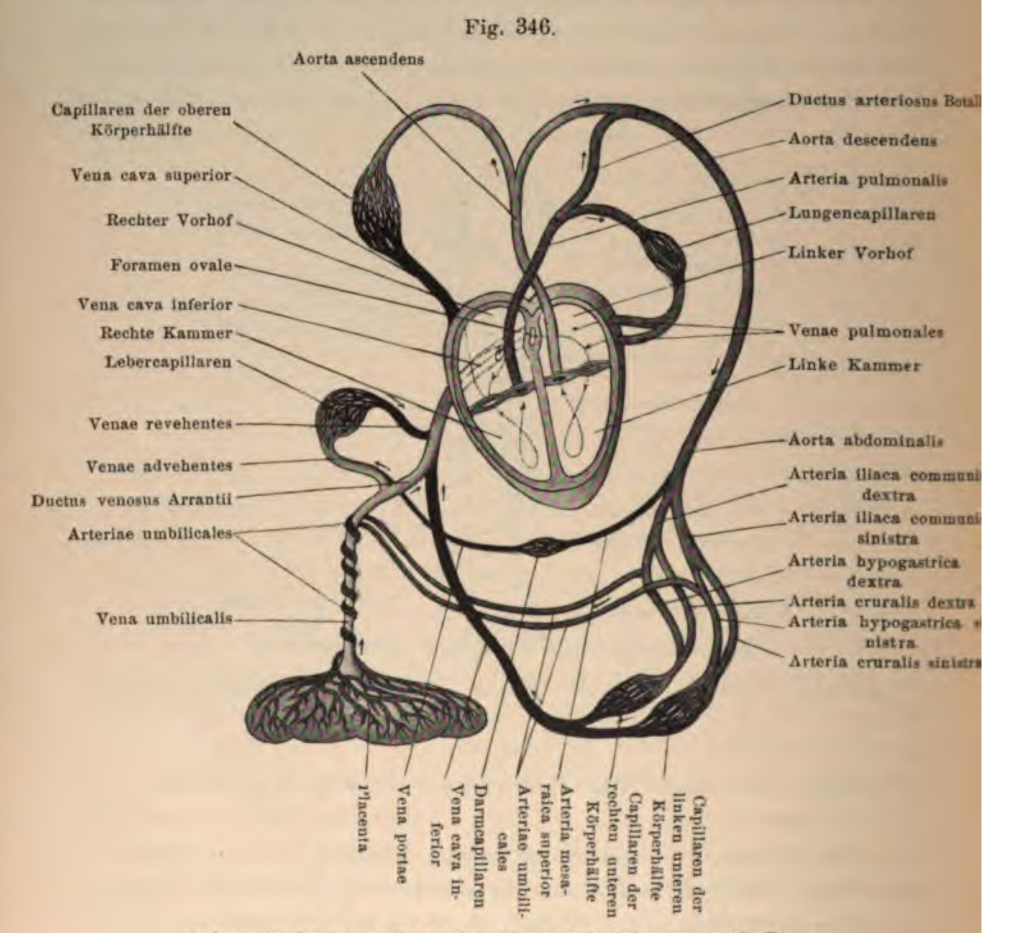
Schematische Darstellung der Entwicklung des Venensystems beim Menschen, nach *Hertwig*.

die Länge und stellt das Herzende der Vena cava inferior dar.

Die beiden Umbilicalvenen verlaufen in der seitlichen Bauchwand und gehen dort, wo die seitliche Bauchwand das Septum transversum erreicht, in das Septum über; sie nehmen ihren Weg nach dem Sinus reuniens dicht unterhalb des Zwerchfells und über der primären Leberanlage vorbei. Die unteren Enden der beiden Nabelvenen kommen aus den Seitenrändern des Bauchstieles, und sie entstehen nach *His* als Zweige eines unpaaren, hinter dem Allantoisgang gelegenen Gefässstammes, der sich erst mit der Annäherung an das Chorion wieder in getrennte Wurzeln auflöst. Die rechte Umbilicalvene ist von Anfang an schwächer als die linke; an dem

der Leber zugewendeten Ende geht die rechte Umbilicalvene in mehrere Aeste auseinander, welche sich in der Bauchdecke verzweigen. Das Blut der rechten Nabelvene geht in die linke Vene

Fig. 346.



Schematische Darstellung des Placentarkreislaufes, nach *Preyer*.

über; da nun auch die linke Nabelvene sich in Zweige auflöst, welche sich zur Leber begeben, so wird das vom Chorion herkommende Blut und das von den Bauchdecken kommende Blut der Leber zugeführt. Die über der Leber befindlichen Endstücke der primären Nabelvenen erhalten sich eine Zeit lang als schwache kleine

Stämmchen, die von oben und von unten her aus der Leibeswand Blut aufnehmen und es dem Sinus reuniens zuführen.

Die Vena portae bildet nach *Fol* schon bei menschlichen Embryonen von 5·6 *mm* Länge eine unpaare Spirale um das Duodenum; sie entsteht dadurch, dass die beiden dicht neben einander verlaufenden Gefässringe der Arteriae omphalomesentericae mit einander verschmelzen; weiter oben wird das Gefäss dadurch unpaar, dass vom unteren Gefässring die rechte, vom oberen die linke Hälfte verkümmert; die weitere Ausbildung der Pfortader erfolgt dadurch, dass sie das Blut aus den Magen- und Darmvenen erhält.

Fig. 347.

Längsschnitt der Extremitätenanlage eines 1 *cm* langen Kaninchenembryos.

An der Unterseite der Leber befindet sich eine Anastomose der Vena cava inferior mit der Nabelvene. Dieses anastomosierende Gefäss, die Vena Arrantii, ist anfangs klein, nimmt aber dann an Grösse zu. Dieses Gefäss vermittelt erst ziemlich spät den directen Abfluss des Blutes aus der Nabelvene in die untere Hohlvene, während früher dieser Abfluss durch den Leberkreislauf erfolgt ist. Das Placentarblut zieht auf zwei Wegen zur Hohlvene (Fig. 346), auf dem Wege der Vena Arrantii (Ductus venosus Arrantii) und auf dem Wege der Lebervenen; die Venae advehentes hepatis führen das Blut in die Lebersubstanz hinein, hier vereinigt es sich mit dem Blute der Dottervene und dem Blute aus dem Darmcanal und wird durch die Venae revehentes hepatis wieder in die Hohlvene zurückgeführt. Nach der Geburt führt die Nabelvene kein Blut mehr in die Leber, da der Placentarkreislauf aufgehört hat, und die Nabelvene wird zum Ligamentum teres hepatis umgestaltet; der Ductus venosus Arrantii obliteriert ebenfalls zu einem in der linken Leberfurche liegenden Bande, dem Ligamentum venosum.

Die beiden unteren Cardinalvenen treten durch eine vor der Wirbelsäule liegende quere Anastomose mit einander in Verbindung,

so dass das Blut der linken Körperhälfte in die rechte überströmt. Der Brusttheil der linken Cardinalvene und ihre Anastomose wird zur Vena hemiazygos, die rechte stärkere Cardinalvene wird zur Vena azygos.

Die Lungenvenen sind als vier getrennte Gefässe aufzufinden, welche aus dem die Lunge umgebenden Gewebe in den bindegewebigen Theil des linken Vorhofes einmünden. *His*, *Born* und *Schmidt* verfolgten die Entwicklung dieser Gefässe; nach *His* unterscheidet man in jeder Lunge eine obere und eine untere Vene, welche unterhalb der Bifurcationsstelle der Trachea liegen. Nach *F. Schmidt* liegt im Mesocardium anfangs nur ein einziger gemeinschaftlicher Lungenvenenstamm, der später in den Vorhof einbezogen wird; dieses Entwicklungsstadium fand sich noch bei siebenwöchentlichen Embryonen; bei einem 14—15wöchentlichen Embryo waren bereits zwei Stämme vorhanden, einer für jede Lunge; bei einem nur wenig älteren Embryo hatten sich bereits alle vier Oeffnungen von einander getrennt.

An den Venen der Extremitäten zeigte *Hochstetter*, dass bei den Amnioten eine Vene um die Extremität herumzieht (Randvene). Bei der Entwicklung der Phalangen wird die Randvene an den Fingerspitzen unterbrochen; aus den Zweigen der Randvene gehen die Fingervenen hervor. Mit der Randvene steht ein Capillarsystem in Verbindung (Fig. 347).

Entwicklung der Lymphgefässe.

An die Entwicklung der Blutgefässe wollen wir die der Lymphgefässe und der Lymphräume anschliessen. Im Mesenchym findet man in der Intercellularsubstanz Räume, welche als Lymphräume aufgefasst werden und deren Entstehung mit der physiologischen Lebensfunction der Mesenchymzellen zusammenfällt. Indem die Zellen ihre Bestandtheile in flüssiger Form an ihre Umgebung abgeben, entsteht um die Zelle ein Lymphraum. Die primitiven Lymphräume sind Reste der durch Zellen ausgefüllten Blastulahöhle. Die perivasculären Lymphräume entstehen gleichzeitig mit den Gefässen. Schon *Affanassiew* hat darauf hingewiesen, dass die im ausgebreiteten Blastoderm des Hühnerembryos zwischen den ersten Blutbahnen auftretenden rundlichen Räume als perivasculäre Lymphräume

anzusehen seien. Diese Räume treten mit Gefässen in Verbindung, welche dem Venensystem angehören. Während man annehmen kann, dass die Lymphräume sehr frühzeitig vorhanden sind, kann man Lymphgefässe mit eigenen Wandungen erst im späteren Fötalleben auffinden. Nach *Kölliker* entstehen die Lymphgefässe im Schwanze der Kaulquappen durch Aushöhlung von Mesenchymzellen; in einer Bindegewebszelle bildet sich eine Vacuole, die sich mit Flüssigkeit füllt; solche Räume hat *Klein* beschrieben; er nimmt an, dass sich solche bläschenförmige Gebilde mit einander vereinigen und Lymphgefässe formen. Von der inneren Oberfläche der Vacuolenwand schnüren sich Stückchen ab, welche zu Lymphkörperchen umgestaltet werden. *Budge* studierte das Lymphgefässsystem des Hühnerembryos; nach der Ausbildung des Coeloms zeigen sich einige Canäle in den Wandungen der Pleuroperitonealhöhle, welche die primitiven Lymphgefässe darstellen. Sie stehen mit der Leibeshöhle in directer Verbindung. In der Allantois des Hühnerembryos vom 18.—20. Tage sind die Lymphgefässe durch Einstich mittelst einer *Pravaz*'schen Spritze injicierbar; sie umspinnen die Allantoisarterien netzförmig, treten mit ihnen in die Leibeswand, sie verlaufen neben der Aorta und vereinigen sich zu zwei Gängen, welche mit einander durch Aeste communicieren; im Brustraume verschmelzen sie zu einem Aste, der sich dann wieder theilt und in die Venen ergiesst. Einige Lymphgefässe haben nur einen vorübergehenden Bestand, wie überhaupt Aenderungen in der Astfolge des Lymphgefässsystems auftreten. *Budge* hat beim Hühnerembryo Lymphherzen am Rücken, im Winkel zwischen Becken und Steissbein, beschrieben, welche die Lymphe aus der Allantoisblase zum Theil direct in die Beckenvenen, zum Theil durch die Ductus thoracici in die Jugularvenen bringen.

Das embryonale Blut.

Wir unterscheiden bekanntlich die Blutkörperchen in drei Arten, in rothe kernlose, rothe kernhaltige und weisse Blutkörperchen; für die rothen kernlosen Blutelemente hat *Minot* den Ausdruck Plastiden eingeführt. Die rothen kernhaltigen Elemente und die weissen Blutkörperchen finden sich bei allen Wirbelthieren, die Plastiden aber nur bei den erwachsenen Säugethieren.

In frühen Entwicklungsstadien enthält das Blut des Wirbelthierembryos nur die rothen kernhaltigen Blutzellen; die Zellen sind rund, stark granuliert und besitzen einen sehr grossen Kern mit einer dünnen Protoplasmahülle; bei Batrachierembryonen zeigen sie zahlreiche, kleine, runde Dotterkörnchen eingeschlossen. Allmälig schwindet die Granulierung, das Protoplasma nimmt eine homogene, opalescierende Beschaffenheit an und der Kern wird kleiner.

Beim Hühnerembryo wird diese Veränderung am vierten Tage deutlich; die ursprünglich runden Blutzellen, die zuerst in den Blutinseln des Gefässhofes auftreten, sind elliptisch geworden; am achten Tage treten nach *Prevost* und *Lebert* noch die weissen Blutkörperchen hinzu. Bei Kaninchenembryonen beginnt sich der Kern am Ende der ersten Woche zu verkleinern und hat zu Ende der zweiten Woche seine definitive Grösse und seine homogene Beschaffenheit angenommen; zu Beginn der zweiten Woche treten die weissen Blutkörperchen auf.

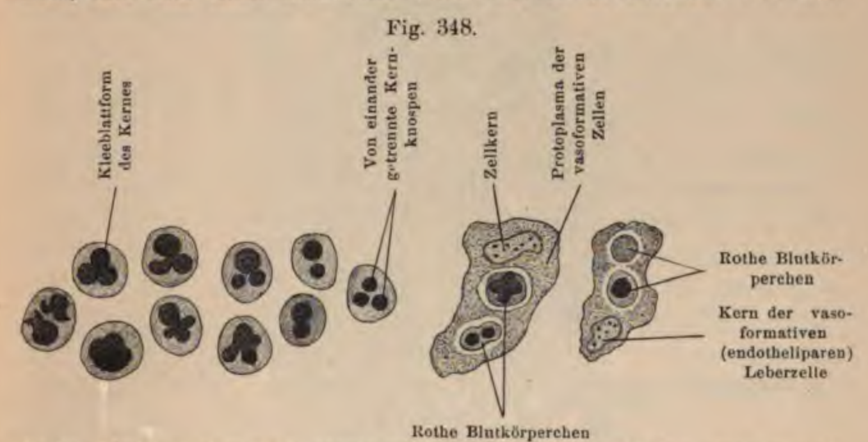
Minot unterscheidet dementsprechend drei Arten von Blut, das einfachzellige Blut, das doppelzellige Blut und das Plastidenblut. Das einfachzellige Blut findet sich als erstes Stadium bei allen Wirbelthieren und enthält nur rothe Zellen mit wenig Protoplasma. Das doppelzellige Blut enthält rothe und weisse Blutkörperchen; die rothen Zellen haben entweder einen grossen, grobgranulierten Kern (Ichthyopsiden) oder einen kleinen homogenen Kern (Sauropsiden, Säugethierembryonen). Das Plastidenblut enthält keine rothen Zellen, sondern nur weisse Blutzellen und rothe Plastiden; es findet sich nur bei erwachsenen Säugethieren. Das Säugethierblut macht alle diese Stadien in der hier gegebenen Folge durch. Beim menschlichen Embryo treten die Plastiden erst am Ende des zweiten Monates auf; am Ende des dritten Monates ist das Verhältnis der rothen Blutzellen zu den Plastiden vollständig zu Gunsten der Plastiden verschoben.

Nach *Ziegler* und *Bonnet* entstehen die rothen Blutzellen des Embryos durch Proliferation der endothelialen Gefässwand. Bei Knochenfischen sieht man, dass bestimmte Theile des Gefässsystems anfangs solide Zellstränge darstellen, und dass ihr centraler Theil zu Blutzellen wird, während sich der periphere Theil zur Gefässwand umgestaltet. Bei den Vögeln konnte *Ziegler* die Entstehung der rothen Zellen aus den Wandungen der Capillaren im Knochen-

marke verfolgen. Die Vermehrung der rothen Blutzellen scheint durch Karyokinese zu erfolgen; man hat sie im Blute des Hühnerembryos vom dritten bis fünften Tage beobachtet. Anfangs erfolgt sie überall im Innern der Gefässe, später nur innerhalb des Gefässgebietes einzelner Organe. *Foà* fand in Blutkörperchen menschlicher Embryonen Knospungsvorgänge an den Kernen, so dass man in einer Zelle zwei bis vier Kerne sehen kann (Fig. 348).

Den Anstoss zu dieser Localisation in der Blutzellenbildung gibt nach *van der Stricht* das Auftreten der Leber; in den vielen blindendigenden Ausbuchtungen der Lebercapillaren stagniert das Blut, und hier kann man sehr viele Mitosen beobachten. *Foà* fand

Fig. 348.



Rothe Blutkörperchen und vasoformative Zellen aus der Leber eines menschlichen Fötus, nach *Foà*.

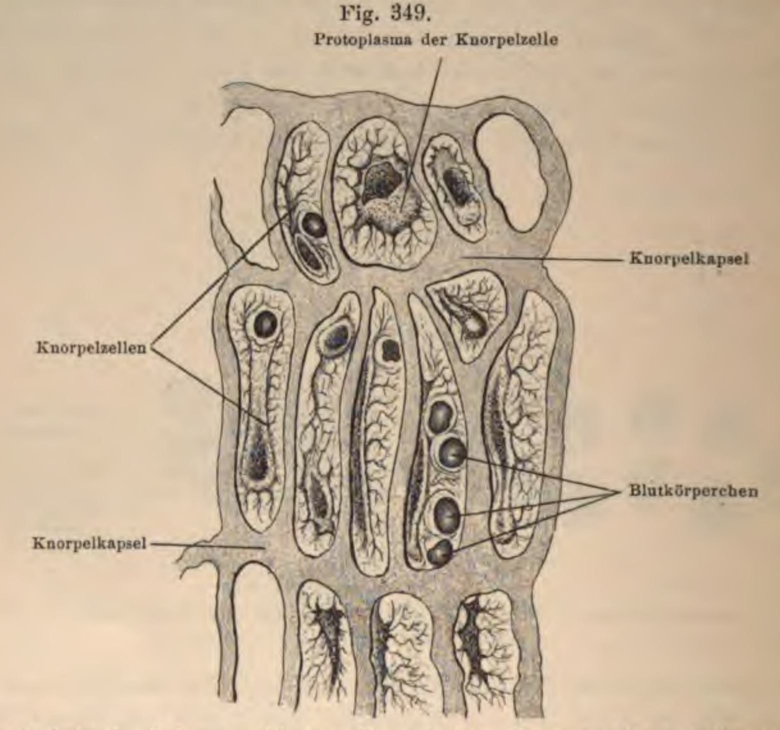
in der embryonalen Leber Blutkörperchen zwischen den Leberzellen und den vasoformativen Elementen der Leber angehäuft; sie werden von dem weichen und contractilen Protoplasma der gefässbildenden Zellen aufgenommen, so dass jede dieser Zellen ein oder zwei embryonale Blutkörperchen enthält; die Blutzellen werden dann frei und die gefässbildenden Zellen gestalten sich zu Endothelzellen um; man nennt sie deshalb endothelipare Zellen. Auch im Ossificationsrande des Knorpels (Fig. 349) entstehen innerhalb der Knorpelhöhlen rothe Blutkörperchen (*Bayerl, Kassowitz*).

In jungen Katzenembryonen (*Howell*) kommen neben kleinen, sphärischen, biconcaven, also den Blutkörperchen erwachsener Thiere in der Form entsprechenden Elementen auch grosse ovale Gebilde

vor, die als ontogenetisch wiederholte Formen einer früheren phylogenetischen Stufe aufgefasst werden können.

Nach *Howell* wird der Kern der rothen Zellen aus dem Protoplasma ausgestossen; *Kölliker* und *Mondino* nehmen in Uebereinstimmung damit an, dass die Plastiden aus den rothen Zellen durch Ausstossung des Kernes hervorgehen. *Sanfelice* hat die An-

Fig. 349.



Durchschnitt durch den grossblasigen Knorpel einer Rippe von einem sechsmonatlichen menschlichen Embryo, hart am Ossificationskerne, nach *Bayerl.*

sicht aufgestellt, dass die weissen Zellen schrumpfen, ihre Kerne verlieren und durch Aufnahme von Hämoglobin zu Plastiden werden.

Aus Untersuchungen an brütenden Hennen und an Hühnchenembryonen, die mittelst des *Fleischl*'schen Hämometers ausgeführt wurden, ergibt sich, dass vor der Beendigung der Brutzeit der Hämoglobingehalt des embryonalen Blutes zu einer gewissen Zeit mit dem des mütterlichen Blutes übereinstimmt, da der Hämoglobin-

gehalt des Blutes bei der brütenden Henne von 80% bis auf 25% zurückgeht; dies zeigt sich regelmässig in den letzten Tagen der Bebrütung, in manchen Fällen schon am 13.—14. Tage der Entwicklung. Der Hämoglobingehalt des Embryos beträgt zu dieser Zeit 45% (*Schenk, Morgenstern*). Das Hämoglobin beginnt beim Hühnchen am dritten Bebrütungstage aufzutreten; mit der Aufnahme des Blutfarbstoffes geht die oben beschriebene Veränderung der Zellenform einher; am vierten Tage enthalten sämmtliche Blutzellen Blutfarbstoff und zeigen die elliptische Form.

Bei neugeborenen Menschen fand *Reinl* einige Stunden nach der Geburt nach dem *Fleischl*'schen Hämometer über 120% und *Möhring* sogar über 140% Hämoglobin.

Ueber die Blutmenge bei Embryonen liegen keine sicheren Angaben vor; *Welcker* schätzt die Blutmenge menschlicher Neugeborener auf $^1/_{19}$ des Körpergewichtes. *Schücking* hat durch Wägungen den Beweis zu erbringen gesucht, dass der Zeitpunkt des Abnabelns auf die Blutmenge des Neugeborenen einen wesentlichen Einfluss übt. Wird die Nabelschnur sofort nach dem Austritt der Frucht unterbunden, dann bleibt viel Blut im fötalen Theile der Placenta zurück, während es bei später Abnabelung zum grössten Theile durch Compression der Placenta mittelst der Nabelvene der Frucht zugeführt wird (Reserveblut). Der direct bestimmbare Gewinn an Blut durch späte Abnabelung beläuft sich nach *Schücking, Luge* und *Hofmeier* auf 60—63 *g*.

Das specifische Gewicht des Blutes bei menschlichen Neugeborenen beträgt nach *Lloyd Jones* 1066, nach *Scherenziss* 1058 bis 1060. Nach *Duperie* fanden sich vor der Geburt im Cubikmillimeter Blut 6,262.000 rothe und 12.100 weisse Blutkörperchen, nach *Hayem* bei früh abgenabelten Neugeborenen 5,087.000 und bei spät abgenabelten Neugeborenen 5,576.000 rothe Blutkörperchen.

Nach *Boll* erfolgt die Gerinnung des Blutes bei Vogelembryonen erst nach dem 14. Bebrütungstage; bei menschlichen Neugeborenen fand *Krüger*, dass der Fibringehalt gering sei, die Gerinnung erfolge früh, aber langsam.

Die embryonale Lymphe.

Das Vorhandensein von perivasculären Räumen am ausgebreiteten Blastoderm des Vogelembryos lässt annehmen, dass bereits frühzeitig

im Vogelembryo eine Circulation von Lymphe vor sich geht, und der Wasserreichthum der embryonalen Gewebe beim Säugethiere in frühen Embryonalstadien nöthigt uns zum Schlusse, dass auch der Säugethierfötus lange vor der Geburt Lymphe führt. *Schlossberger* fand in den Muskeln, in den Lungen und im Gehirn des 4—6wöchentlichen Rindsembryos 90—92% Wasser. Nach *Fehling* beträgt der Wassergehalt des menschlichen Fötus am Schlusse des zehnten Monates 97·54%; bei der Geburt fällt der Wassergehalt auf 74·7%.

Aus einem Experimente, welches *Wiener* an Kaninchen- und Hundeembryonen ausführte, ergibt sich, dass die Lymphe beim Fötus ähnlich wie im Extrauterinleben strömt. Olivenöl, welches in die Peritonealhöhle injiciert wurde, fand sich nach 7—16 Stunden in den meisten Organen, namentlich im Zwerchfell in Form kleiner, in Längsreihen gestellter Tröpfchen. Eine Resorption erfolgt beim Embryo auch vom Darme aus; *Wiener* injicierte 5—10%ige Lösungen von Ferrocyankalium in den Innenraum der Keimblasen, worauf die Embryonen deutliche Schluckbewegungen machten, und 2—3 Stunden später konnte mittelst Eisenchlorid das Salz in allen fötalen Geweben, besonders in der Magen- und Darmwand, im Mesenterium, in der Cutis und in den Nieren, nachgewiesen werden; dabei konnte auch von den Saftcanälchen der Nabelschnur eine Resorption erfolgt sein.

Budge hat die Lymphherzen des Hühnerembryos bereits vom achten Tage an pulsieren gesehen, und zwar unabhängig vom Blutpulse; vom 10.—20. Tage nahmen sie an Grösse zu und enthielten eine wasserhelle Flüssigkeit. Die Pulsationen erloschen bald nach der Herausnahme des Embryos aus dem Ei, liessen sich aber durch mechanische und thermische Reize wieder anregen.

In den frühesten Stadien besteht beim Wirbelthierfötus noch keine Trennung von Blut und Lymphe; der Wirbelthierembryo gleicht somit in dieser Beziehung dem wirbellosen Thiere. *Preyer* hat deshalb vorgeschlagen, die Flüssigkeit, aus welcher Blut und Lymphe hervorgehen, als Hämatolymphe zu bezeichnen.

Entwicklung des Circulationssystems bei Wirbellosen.

Bei den Anneliden gehen die Wandungen der Gefässe aus dem splanchnischen Blatte des Mesoderms hervor. Nach *Salensky* wird die Anlage des Blutgefässsystems durch Canäle dargestellt,

welche zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatte gelegen sind und sich mit einer zelligen Wand aus dem splanchnischen Blatte des Mesoderms umgeben. Das Rückengefäss entsteht durch Vereinigung paariger getrennter Anlagen.

Bei einigen Crustaceen entwickelt sich, wie *Claus* an Branchipus nachgewiesen hat, aus dem somatischen Blatt des Mesoderms ein in einzelne Segmente getheiltes Zellstratum, das allmälig an den seitlichen Partien der Haut emporwächst; die äusserste Kante dieser Mesodermsegmente wird durch eine einfache Reihe succulenter Zellen gebildet, welche man mit *Nussbaum* als Cardioblasten bezeichnet; sie nehmen allmälig eine Halbmondform an, so dass jederseits eine Halbrinne gebildet ist; diese Halbrinnen lassen, indem sie in der dorsalen Mittellinie auf einander treffen, das Rückenrohr hervorgehen, das somit von Anfang an in einzelne segmentale Abschnitte (Kammern) gegliedert ist; *Bütschli* und *Schimkewitsch* betrachten auf Grund dieser Anlage das Lumen des Herzens als einen Rest der primären Furchungshöhle. An den Grenzen der Kammern kommen seitlich die venösen Ostien zur Entwicklung. Die Cardioblasten wandeln sich in die Muskelzellen der Herzwand um, welche mit ihrem unteren Ende in einer Verbindung mit dem Dorsaltheile der Darmmuskeln steht. Bei Astacus wird die Herzanlage von Mesodermzellen gebildet, die sich im hintersten Theile der Keimscheibe zu einer frühzeitig pulsierenden Zellplatte aneinanderlegen; sie stellen die Cardioblasten vor, und der Raum zwischen ihnen und dem Ektoderm wird zum Innenraum des Herzens, das durch Einkrümmung der Platte geschlossen wird.

Bei den Arachnoiden wird das Herz direct aus der Wand der Ursegmente gebildet, in ähnlicher Weise wie bei Anneliden und den Mollusken. Die Höhlung des Herzens entspricht einem Theile der primären Leibeshöhle, welche beiderseits von den Ursegmenten umschlossen wird. Das Pericard bildet sich aus dem splanchnischen Blatte des Mesoderms und gibt durch Ausstülpung die Pulmonalvenen ab; die Aorten entstehen als Verlängerung des Herzens selbst.

Bei den Insecten sind nach *Korotneff* die Cardioblasten gleichfalls Abkömmlinge der Ursegmente; die erste Anlage des Herzens (Rückengefäss) zeigt sich als ein paarig verlaufender Längsstrang von Cardioblasten, der die Mesodermschichte des Keimstreifes lateralwärts begrenzt und bei der fortschreitenden Umwachsung des Dotters

durch den Keimstreif immer mehr gegen die Dorsalseite vorrückt. Die Cardioblasten bilden eine Rinne, welche von unten einen zwischen dem Nahrungsdotter und dem Amnion liegenden Blutraum umfasst. Die Bluträume der beiden Seiten vereinigen sich späterhin und stellen die Herzhöhle dar, deren Wandung von den beiden sich vereinigenden Cardioblastenrinnen gebildet wird.

Das Circulationssystem der Mollusken bietet in seiner Anlage viel Aehnlichkeit mit dem der Anneliden, und *Korschelt* ist geneigt, dieses System jener Urform zuzuschreiben, von welcher sich beide Thierstämme herleiten. Die einfachste Form derselben war die eines an seinem Ende offenen contractilen Sackes, der am Rücken des Thieres lag und dessen Höhlung der primären Leibeshöhle angehörte. Wenn die Coelomsäcke sehr gross würden, so würde das Herz zwischen die Coelomsäcke und den Darm hineingedrängt; dementsprechend bildet sich bei vielen Mollusken das Herz zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatte des Mesoderms, und bei den Lamellibranchiaten entsteht das Herz in der Umgebung des Darmes, indem die den Ursegmenten entsprechenden Pericardialbläschen den Darm umwachsen und die Elemente der Herzwand aus der gegen den Darm gewendeten Wand der Bläschen hervorgehen, während die Wand der Pericardialbläschen das die Herzwand bekleidende Epithel abgibt. Durch Einschnürungen der Pericardialbläschen und gegenseitige Vereinigung der Bläschenwandungen entstehen nach *Ziegler* die Vorhöfe, welche mit der Anlage des Herzens verschmelzen. Dadurch wird es erklärt, dass das Herz gleichsam einen Blutsinus darstellt, welcher vom Darme durchzogen wird. Die Gefässe des Herzens (Aorten und Kiemenvenen) entstehen getrennt von der Anlage des Herzens und werden durch Aneinanderlagerung solcher Mesodermzellen gebildet, welche schon früher in der primären Leibeshöhle vorhanden waren. Bei den Gastropoden entsteht auch das Herz aus dem Pericardialsäckchen als rinnenförmige Einstülpung dorsalwärts und links von der Nierenausstülpung des Pericardialsackes, die ganze Länge desselben einnehmend. Die Rinne schliesst sich allmälig und bleibt nur mehr an den beiden Enden mit der Wand des Pericardialsackes in Verbindung, so dass ein Schlauch entsteht, in dessen Mitte eine Einschnürung den Vorhof und die Kammer trennt. Die Gefässe entstehen unabhängig vom Herzen als mit flachen Zellen ausgekleidete Lückenräume im Mesoderm der primären Leibeshöhle und zeigen frühzeitig

rhythmische Bewegungen (Larvenherzen). Durch allmälige Verengerung dieser Räume und durch Verbindung derselben mit den offenen Enden des Herzschlauches entsteht am Ende der Herzkammer die Aorta und am Vorhof die Kiemenvene.

Bei den Ascidien sind Herz und Pericardium entodermale Bildungen. Nach *van Beneden* und *Julin* gehen von dem entodermalen Darmepithel solide Zellstränge, welche, der ventralen Darmwand nahe der Einmündung des Oesophagus dicht anliegend, neben einander verlaufen; der linke Zellstrang (Procardialstrang) ist stärker als der rechte. Die Stränge werden im Innern hohl und verschmelzen mit ihren hinteren Enden, während sie sich nach vorne in den Kiemendarm öffnen. Die ganze Anlage besteht nun aus einem nach hinten geschlossenen Blindsacke, der sich nach vorne in zwei, gesondert in den Kiemendarm mündende Röhren gabelt. Von dem hinteren Blindsacke schnürt sich ein Bläschen ab, dessen Lumen zur späteren Pericardialhöhle wird; der übrige Blindsack wird als Epicardium bezeichnet. Durch eine dorsale Einschnürung der Bläschen entsteht die Wandung der Herzhöhle, und aus dem nicht eingestülpten Theile geht das Pericardialepithel hervor. Das Herz steht durch die Einstülpungsöffnung mit den Bluträumen in Verbindung und wird durch die Anlagerung des Epicardiums theilweise abgeschlossen. Ein Endocard fehlt dem Herzen der Tunicaten vollständig.

Beim Amphioxus fehlt ein selbständiges Herz. Die erste erkennbare Anlage ist die Subintestinalvene, welche sich als ein heller Canal vom hinteren Körperende nach vorne verfolgen lässt (vgl. Fig. 340 auf S. 403); *Kowalewsky* leitet sie auf frei in der Leibeshöhle liegende Zellen zurück, welche einen zunächst soliden, später hohl werdenden Strang bilden.

Betheiligung des Mesenchyms an den Organanlagen.

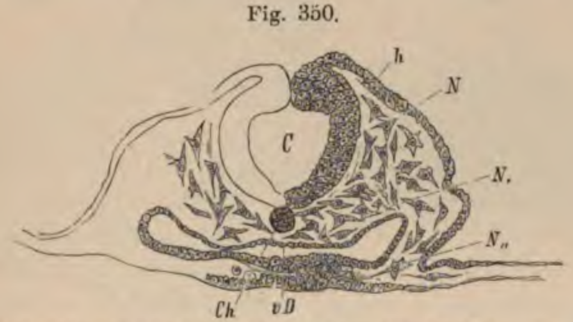
Aus der ursprünglichen Anlage der Ursegmente bilden sich Zellen, welche vorzugsweise den Kern der Ursegmente ausmachen und sich besonders gegen den peripheren Theil der Ursegmente vermehren. Diese Elemente, welche schon in frühen Stadien auftreten, sind mesenchymatischer Natur. Aus ihnen gehen die Bindesubstanzen, die Muskeln und die endothelialen Bedeckungen der Fascien zwischen den Muskeln hervor. Dadurch, dass die mesodermalen Gebilde der ersten Ursegmentanlage vom Epithel des Embryos abstammen, entstehen in den Ursegmenten auch epitheliale Elemente. Diese epithelialen Elemente und die musculösen Elemente liegen in dem peripheren Theile des Ursegments, ziehen aber bei den Veränderungen der Organanlagen an die einzelnen Höhlen des Embryos heran und betheiligen sich an dem Aufbau der verschiedenen Organe. Sie bilden demnach die Anlage der Bindesubstanzen und die Anlage der Muskeln, welche entfernter und isoliert von den Hauptmuskeln gelagert sind; sie überziehen die fascialen Bedeckungen der Muskeln auch in den entfernt liegenden Körperpartien.

Sie liefern ferner das Substrat für die Gewebe des Darmes und der Darmdrüsen, sowie für die Wandungen der Ausführungsgänge derselben, bis auf die Enchymzellen und das Epithel, welches die Ausführungsgänge auskleidet. Die Elemente, aus denen sich diese Gewebe entwickeln, stammen aber nicht ausschliesslich von den Elementen der Ursegmente, sondern es können, nachdem einmal die Gefässverzweigungen im Embryonalleibe ausgebildet sind, durch die Gefässwandungen Elemente aus den embryonalen Gefässen, insbesondere weisse Blutkörperchen, hindurchtreten und an dem Aufbau der Gewebe theilnehmen. An den durchsichtigen Partien des Em-

bryonalleibes lässt sich diese Diapedese der weissen Blutkörperchen leicht beobachten; *Stricker* sah sie zum ersten Male an dem Schwanze von Batrachierembryonen; auch an Forellenembryonen bei durchfallendem Lichte und bei genügender Vergrösserung, auch bei Hühnerembryonen bei auffallendem Lichte lässt sich die Diapedese verfolgen.

Mit der Vergrösserung des Embryonalleibes nehmen die Ursegmente an Grösse zu. Im Gebiete des Rumpfes wuchert die sogenannte Ursegmentmasse zunächst zwischen das Centralnervensystem und jenen Theil des Hornblattes, welcher sich bei der Bildung des Central-

Fig. 350.



Durchschnitt durch den Embryo eines Huhnes in der Höhe des Vorderdarmes am zweiten Tage der Bebrütung. *C* Centralnervensystem, im Abschliessen begriffen; *h* Ektoderm; *N* Mesenchym um das Centralnervensystem (Membrana reuniens superior); *N,* Mesenchymgewebe um die Chorda; *N,,* Mesenchymgewebe in der Umgebung des Vorderdarmes; *Ch* Chorda dorsalis; *vD* Vorderdarm.

nervensystems abgeschnürt hat. Bald darauf begegnet sich die Ursegmentmasse von beiden Seiten unterhalb des Centralnervensystems und umschliesst die Chorda dorsalis. So wird das erste Substrat für sämmtliche häutige und knöcherne Elemente um das Nervensystem herum gebildet. Die gesammte Zellmasse, welche um das Centralnervensystem liegt, wurde von *Rathke* als Membrana reuniens superior (Fig. 350) bezeichnet.

Der Theil der Ursegmentmasse, welcher die Chorda umgibt, bildet die Grundlage für die Körper der bleibenden Wirbel und der zwischen den Wirbelkörpern liegenden Bandmasse; der an der Dorsalseite des Centralnervensystems liegende Theil der Ursegmentmasse gibt die Anlage für die Wirbelbogen und für die Bandapparate zwischen den Wirbeln. Ausserdem bildet dieser Theil der Ursegment-

masse die Hüllen des Gehirnes und Rückenmarkes und bildet die Wandung der Gefässe, welche in das Centralnervensystem hineinziehen.

Somit ist das in der Längsachse befindliche Rohr, dessen Wandungen aus den Elementen des äusseren Keimblattes gebildet werden, von Mesenchymgebilden vollständig umschlossen, aus denen sich die perennierende Wandung des Medullarcanales bildet.

Zu beiden Seiten der Mittellinie an der Uebergangsstelle der Ursegmente in das somatische und das splanchnische Blatt befindet sich der Urnierengang. Um ihn lagert sich bald die Ursegmentmasse, welche die Wandung des Ganges mit Ausnahme des aus mesothelialen Elementen hervorgehenden Epithels liefert (Fig. 351).

Fig. 351.



Querschnitt durch die mittlere Rumpfgegend eines Forellenembryos, nach *Oellacher*. *Mr* Medullarrohr; *Ch* Chorda dorsalis; *uw* Ursegment; *Ug* Urnierengang; *pp* Peritonealplatten; *iZ* intermediäre Zellenmasse der Ursegmente; *as* Aortenstrang; *Pt* Peritonealhöhle; *ep* Epidermis; *S* innere Schichte des Ektoderms; *d* Entoderm; *D* Dottermasse.

Nachdem der Urnierengang von der Ursegmentmasse umgeben ist, setzt sich dieselbe zwischen das somatische Blatt und das äussere Keimblatt in die Peripherie des Embryonalleibes hinaus fort. Das Vordringen der Elemente lässt sich an Embryonen verfolgen, welche in ihrem Alter reihenweise aufeinander erfolgen; bei jüngeren Embryonen liegt ihre Grenze nahe der Mittellinie, während sie bei den älteren mehr peripherwärts liegt. Das Vorrücken der Mesenchymgebilde von beiden Seiten des Nervensystems gegen die Peripherie des Embryonalleibes hängt mit der Vermehrung der Elemente aus dem Kerne der Ursegmente zusammen. Je grösser die Anzahl der Elemente wird, umsomehr rücken sie nach aussen.

Durch diese Vorgänge bekommt derjenige Theil der Zellschichten, welche das Coelom nach aussen bedecken, eine ganz andere Form, indem durch das Einschieben der Mesenchymzellen zwischen das somatische Blatt und das Ektoderm drei Schichten entstehen, welche zusammen die Seitenplatte (Fig. 352) des Embryos

geben; sie besteht aus dem äusseren Keimblatte, den Mesenchymgebilden und den Elementen des somatischen Blattes und bildet die Leibeswand; sie enthält das Substrat für Knochen, Knorpel, Binde-

Fig. 352.



Querschnitt durch die Schwanzgegend eines Hühnerembryos vom vierten Tage. *C* Centralnervensystem; *h* Ektoderm; *U* Mesenchym zu beiden Seiten des Nervensystems; *U,* Mesenchym in der Seitenplatte, die sich zwischen die Epithelschichten (B_1 B_2) des Amnion fortsetzt; *Ch* Chorda; *Ao* Aorta; *Un* Urnierengang; *D* Darm; *Hm* Somatopleura; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Df* Splanchnopleura; *Sp* Seitenplatte; *f* Darmplatte; *y* Entoderm; *A* Amnioshöhle; *Am* Amnion; *O* abgeschlossene Leibeshöhle; *p* peripherer Theil der Ursegmente; *Z* Kern der Ursegmente; B_1 äusseres Blatt des Amnion; B_2 inneres Blatt des Amnion.

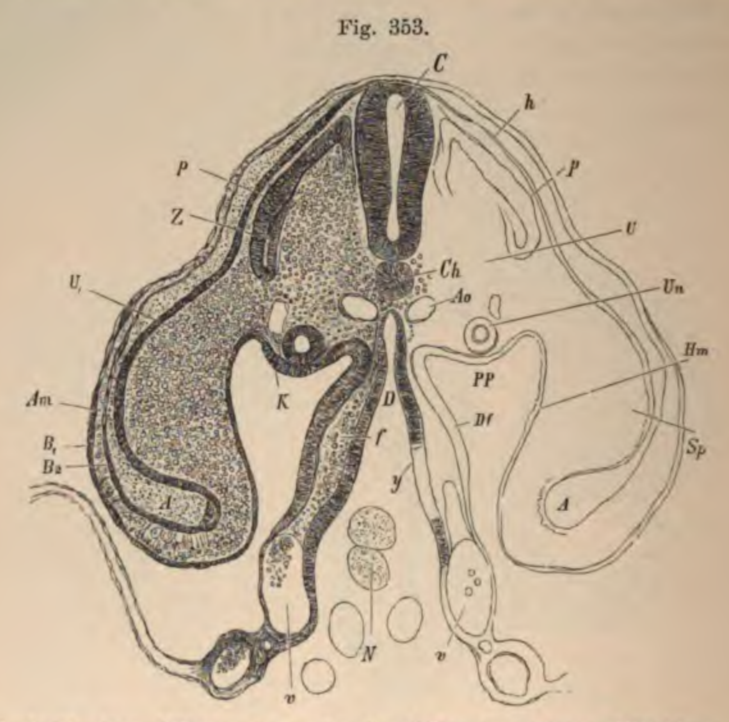
substanzen und die Muskeln, welche in der Höhe des Thorax und der Bauchwand liegen. Hier haben wir auch die Anlage für die mesodermalen Gewebe der Extremitäten zu suchen.

Die Rippen, das Brustbein, die Rücken- und Bauchmuskeln, die Cutis und die bindegewebigen Elemente des Peri-

toneum parietale stammen aus jenem Theile des Mesenchyms, welches aus den Ursegmenten in die Peripherie hinauswuchert.

In ähnlicher Weise schieben sich Mesenchymgebilde zwischen das splanchnische Blatt und das Entoderm ein, um die Darmwand,

Fig. 353.



Durchschnitt eines Hühnerembryos in der Höhe des offenen Mitteldarmes zu Anfang des vierten Bebrütungstages. *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda dorsalis; *h* Ektoderm; *U* Ursegment; *U*, Mesenchymmasse; *P* peripherer und *Z* centraler Theil der Ursegmente; *Un* Urnierengang; *Ao* Aorta; *Hm* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *Sp* Seitenplatte; *f* Darmplatte; *A* Amnioshöhle; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *v* Vasa omphalomesaraica; *D* Darm, in Communication mit der Dotterhöhle; *y* Entoderm; *N* offener Nabel, Ductus omphalo-entericus; *Am* Amnion; B_1 äussere Epithelschichte und B_2 innere Epithelschichte des Amnion.

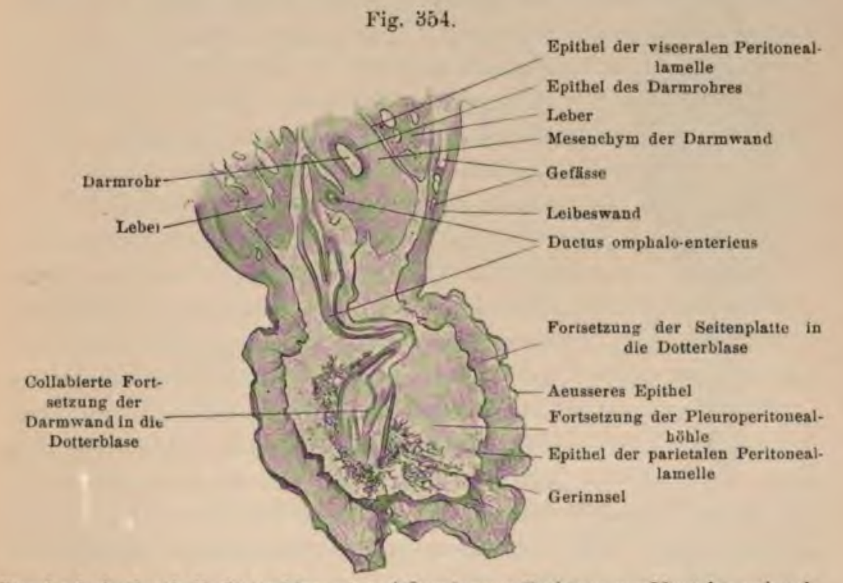
das Peritoneum viscerale, das Mesenterium und die Darmdrüsen zu bilden, soferne die letzteren aus dem mittleren Keimblatte ihr Bildungsmaterial beziehen. Diese Elemente umgeben den Darmcanal ringsum und bilden eine trennende Schichte zwischen dem Darmepithel und dem Peritonealepithel. Das letztere besteht anfangs aus

cylindrischen Zellen, die aber später zum grössten Theil cubisch werden und sich endlich abplatten; nur jener Theil der Peritonealelemente, welcher den nach *Waldeyer* als Keimhügel bezeichneten Abschnitt überzieht, bleibt höher und zeigt Cylinderzellen.

Die zwischen das Entoderm und das splanchnische Blatt vorgeschobenen Elemente habe ich seinerzeit als Darmplatte bezeichnet (Fig. 353).

Die Darmwand des Embryos besteht nun ebenso wie die

Fig. 354.



Durchschnitt durch die Dotterblase eines 1·8 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris.

Leibeswand aus drei Schichten, von denen die innere dem Entoderm, die äussere dem Mesothel und die mittlere gefässführende Schichte dem Mesenchym angehört.

Das Vorschieben der Mesenchymgebilde erfolgt noch weiter; sie ziehen einerseits zwischen die beiden Epithellagen des Amnions hinaus und andererseits bis in die Dotterblase (Fig. 354); in jüngeren Stadien kann man sie im Amnion nur bis zu einer gewissen Grenze verfolgen, und in späteren Stadien breiten sie sich in der ganzen Ausdehnung des Amnions aus. Aus den Mesenchymgebilden entstehen somit sowohl die auskleidenden Elemente der Höhlen als auch die wesentlichen Theile der Embryonalhüllen. Die in die Dotterblase

ziehenden Elemente geben bei den Allantoideen auch einen Zug in die Allantois ab; sowohl die zur Dotterblase als auch die zur Allantois hinrückenden Elemente folgen den Gefässen. Die daraus hervorgehenden membranösen Hüllen beziehen also auch einen Theil ihrer Masse aus den Mesenchymzellen der Darmplatte.

Fig. 355.

Querschnitt durch den Schwanz eines Embryos von Bufo cinereus. *x* Die beiden Schichten des vom Centralnervensystem abgeschnürten Ektoderms; *o* obere Leiste des Schwanzes; *u* untere Leiste des Schwanzes; *C* Centralnervensystem; *ch* geschrumpfte Chorda dorsalis; *U* Mesenchymgebilde der Membrana reuniens superior; *y* Mesenchymgebilde in der Schwanzleiste.

In jenen Stadien der Entwicklung, in welchen sich der Darmtract zu einem Rohre abschliesst und die Leibeswandung der beiden Seiten sich vereinigt, verschmelzen auch die Mesenchymgebilde der Seitenplatten. Die Darmplatten der beiden Seiten legen sich an einander und bilden ein vollständiges Rohr; dadurch kommt es zum Abschlusse der Leibeswand und der Darmwand.

Wir haben oben angeführt, dass man die um das Centralnervensystem und die Chorda liegenden, aus dem Kern der Ursegmente stammenden Elemente als Membrana reuniens superior (*Rathke*) bezeichnet; sie ist bis an das Schwanzende zu verfolgen (Fig. 355). In entsprechender Weise kann man die am unteren Theile des Embryos in der Leibeswand und in der Darmwandung liegenden mesenchymalen Gebilde als Membrana reuniens inferior bezeichnen.

In der früheren Auflage dieses Buches (1874), also lange vor dem Auftreten der Mesenchymtheorie, habe ich auf S. 77 beim *Remak*'schen mittleren Keimblatte zwei Theile angenommen, denen ich ein verschieden zeitliches Auftreten zuschrieb.

»Der ältere Theil besteht aus den Theilungsproducten, die das *Remak*'sche mittlere Keimblatt in seiner frühesten Anlage darstellen, der jüngere Theil ist die später auftretende vergrösserte Urwirbelmasse, welche in bekannter Weise die angelegten Höhlen umwuchert.« Der ältere Theil entspricht den mesothelialen Elementen und der

jüngere Theil den Mesenchymgebilden der neuen Lehre. Das Verhalten der Mesenchymgebilde im Embryonalleibe in der hier geschilderten Weise findet sich bei den Wirbelthieren der verschiedensten Classen und auch beim Menschen. Ihre Fortsetzung gegen das Kopfende bildet eine zusammenhängende Lage von Zellen, welche die Aufgabe haben, den Kopftheil des Centralnervensystems und die Anlage der einzelnen Sinnesorgane mit den entsprechenden Bindesubstanzen zu umgeben. In der Höhe des vierten Ventrikels verwächst sie frühzeitig mit der als Deckplatte bezeichneten dorsalen Lamelle des Centralnervensystems. Die einzelnen Gefässröhren am Kopftheile, die Aorta und die vorderen Cardinalvenen sind von diesen Elementen umgeben. Jener Theil des Darmes, welchen wir als Vorderdarm bezeichneten, führt wie auch der Mitteldarm in dem mittleren Theile seiner Wandung eine Fortsetzung der Elemente aus dem Kerne der Ursegmente.

Wenn durch die Krümmung des Kopfes das Mittelhirn den höchsten Punkt der höheren Wirbelthierembryonen bildet, liegt das knopfartige Ende der Chorda dorsalis (Chordaknopf) in der Nähe der mittleren Gehirnblase und ist ringsum von Gebilden des mittleren Keimblattes umgeben. *Dursy* behauptet, dass nach vorne und hinten vom Chordaknopfe keine Elemente des mittleren Keimblattes zu finden seien. Hier legt sich der Chordaknopf einerseits an das Medullarrohr und andererseits an das Entoderm an. Bei der Knickung der Schädelbasis, welche bei der Kopfkrümmung eintritt, bleibt nach *Dursy* das innere Keimblatt an ihm in Form eines Zipfels der Schlundausstülpung haften. Schliessen sich die Gebilde des mittleren Keimblattes, so wird diese Ausstülpung abgeschnürt. Das abgeschnürte bläschenförmige Gebilde wächst unter Faltenbildung seiner Wandung und gibt im Vereine mit dem Chordaknopfe die Anlage der Hypophysis cerebri.

Diese Gebilde des mittleren Keimblattes am Kopftheile betheiligen sich ferner an der Bildung der Sinnesorgane. Sie geben wohl nicht die specifischen Elemente der Sinnesorgane, sie bilden aber jenen Theil derselben, der dem Sinnesorgane gewissermassen als Schutz- oder Hilfsmittel beigegeben ist, beispielsweise sämmtliche Gebilde des Auges sammt den Schutzorganen, mit Ausnahme der Linse, Retina, des Stratum pigmentosum chorioideae, des vorderen Epithels der Cornea, des Irispigmentes und des Epithels an der hinteren Fläche der vorderen Linsenkapselwand, welche aus dem

Ektoderm stammen, dann die Orbita und die übrigen in der Orbita liegenden Gebilde aus den Elementen des Mesenchyms. Wie wir bereits oben angeführt haben, führen diese vorgeschobenen Theile des Mesenchyms auch Elemente der Muskelplatte mit sich, und diese geben die Anlage der Augenmuskeln.

Ebenso wie beim Auge ist auch beim Gehörorgan die Betheiligung der Elemente des mittleren Keimblattes von hoher Wichtigkeit. Die Labyrinthblase wird von den Mesenchymgebilden umgeben, dessen Elemente sämmtlichen knöchernen und häutigen Gebilden des Labyrinthes den Ursprung geben, während die nervösen und epithelialen Gebilde dem äusseren Keimblatte entnommen sind.

Wir haben an einer früheren Stelle auseinandergesetzt, dass bei allen Wirbelthieren und beim Menschen zu beiden Seiten der Gehirnblase bogenförmige Wulstungen auftreten, welche das Bestreben haben, ventralwärts aneinander zu stossen; diese Wülste sind die ersten Anlagen der Kiemenbögen (Kiemenfortsätze, Visceralbögen), mit deren Auftreten die äusserliche Trennung von Gesicht, Hals und Rumpf des Wirbelthierembryos sichtbar wird.

Bei der Anlage der Kiemenbögen ist nach *Balfour* zu beachten, dass sich bei niederen Wirbelthieren ein Segment der Leibeshöhle bis in die Visceralbögen erstreckt; die dadurch entstehenden Höhlen heissen Kopfhöhlen; sie sind von Mesenchymgebilden umgeben, aus denen später die knorpeligen und bindegewebigen Elemente der Kiemenbögen hervorgehen, während die Höhlungen verschwinden. In jeden der Kiemenbögen zieht ein Gefässast hinein, welcher von der Aorta stammt. Die Kiemenbögen zeigen sich als mesodermale Gebilde, welche vom Ektoderm überzogen werden und über das Niveau der Embryonaloberfläche emporragen. Bei den höheren Wirbelthieren zeigt sich aber keine Andeutung einer Fortsetzung der Leibeshöhle in die Kiemenbögen.

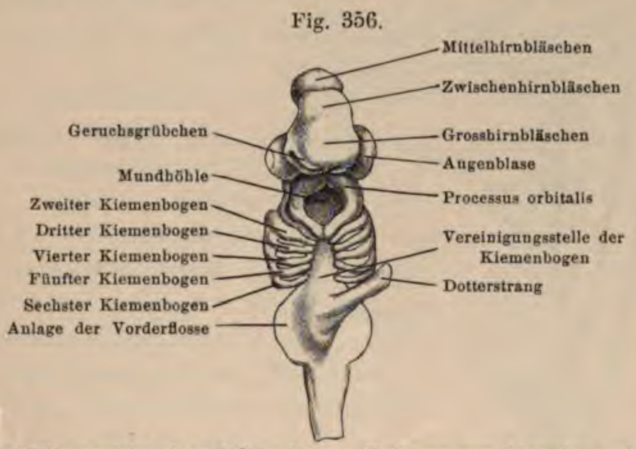
Bei dem Bestreben der Kiemenbögen, sich ventralwärts mit den Bögen der anderen Seite zu vereinigen, entsteht an jedem einzelnen Bogen eine Krümmung (Fig. 356); an Frontalschnitten trifft man deshalb die Kiemenbögen theilweise in querer, theilweise in longitudinaler Richtung.

Nach der Angabe einiger Autoren stammt das Epithel, welches die Kiemenbögen bedeckt, zum Theil aus dem Ektoderm, zum Theil aus dem Entoderm, und zwar ist die äussere Oberfläche ektoder-

malen, die innere Fläche entodermalen Ursprungs. An den Stellen, wo die Kiemenspalten entstehen, geht überall das Ektoderm in das Entoderm über. Vor dem Durchbruche der Kiemenspalte findet man zwischen den Kiemenbögen Stellen, wo Ektoderm und Entoderm aneinander liegen, ohne noch durchbrochen zu sein, wodurch eine doppeltepitheliale Membran, die sogenannte Verschlussplatte, entsteht, welche die äusserlich angedeutete Kiemenfurche abschliesst.

Aehnlich wie die Verschlussplatte seitlich zwischen den Kiemenbögen durch die Aneinanderlagerung von Ektoderm und Entoderm

Fig. 356.



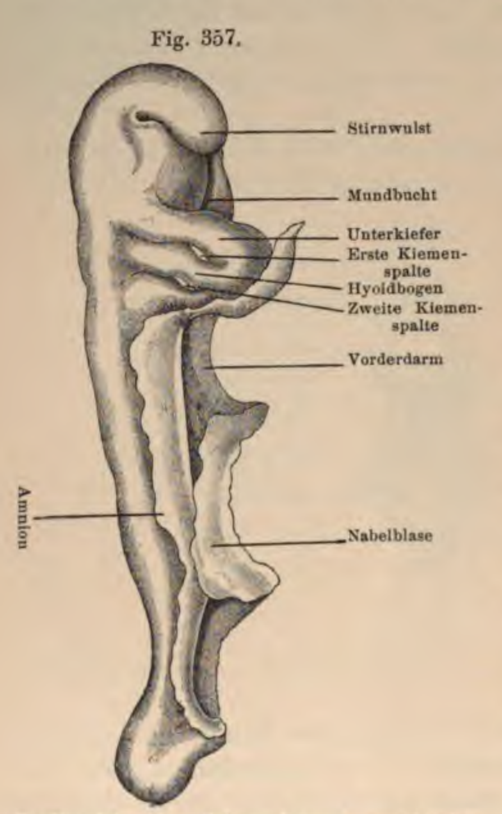
Oberflächenansicht eines 1·2 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris.

entsteht, sieht man auch bei der Bildung der Mundhöhle, bevor die Mundhöhle mit dem Vorderdarme in Communication tritt, eine Membran, bei der es gleichfalls zur Berührung der ektodermalen und entodermalen Gebilde kommt. Bekanntlich ist bei den Amnioten das blindsackförmige Ende des Vorderdarmes so nahe dem Kopfende gelegen, dass es die grosse, von den Kiemenbögen begrenzte Höhle berührt; ihr gegenüber entsteht von aussen her eine Einsenkung der Elemente des Ektoderms zur Auskleidung der angelegten Mundhöhle. Zwischen den beiden Zellenlagen des Vorderdarmes und der Mundhöhle liegen einige mesodermale Gebilde, die sich aber so weit verdünnen, dass das Ektoderm der Mundhöhle an das Entoderm des Vorderdarmes zu liegen kommt. Dadurch entsteht eine nur aus epithelialen Elementen bestehende Trennungs-

schichte zwischen Mundhöhle und Vorderdarm, welche als Rachenhaut bezeichnet wird; erst durch den Durchbruch der Rachenhaut erfolgt die Communication der Mundhöhle mit der Darmhöhle.

Zwischen den einzelnen Kiemenbögen bilden sich nach Durchbruch der Kiemenfurchen bei den niederen Thieren und nach Ausbildung der säulenartigen Fortsätze bei den höheren Thieren die Kiemenspalten (Fig. 357) aus, die beim Hühnchen bereits am dritten Tage, beim Kaninchen zwischen dem neunten und zehnten Tage und beim Menschen in der dritten Woche sichtbar werden. Die Lamprete besitzt während des Larvenlebens acht Kiemenspalten, von denen die erste beim erwachsenen Petromyzon nicht mehr zu sehen ist, der Amphioxus sogar gegen hundert Oeffnungen; die Selachier haben sechs bis acht Oeffnungen und die Reptilien fünf Oeffnungen; bei den Vögeln und Säugethieren finden sich vier Kiemenspalten und dementsprechend fünf Kiemenbögen.

Fig. 357.



Profilansicht eines 2·4 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

Während der Zeit, da sich die Kiemenbögen und Kiemenspalten ausbilden, wird die Krümmung am Kopfe verhältnismässig stärker, die Dimensionen der Gehirnblasen nehmen zu, und es erfolgt eine Annäherung der Gehirndecke an das Herz. Die bedeckenden Elemente der Gehirnblasen schliessen mit den Kiemenbögen eine Höhlung ein, welche die Anlage der Mundhöhle (Mund-

bucht) darstellt, deren Seitenwandung vom ersten Kiemenbogen und deren obere Wandung von der die Hemisphärenblase bedeckenden Gewebslage gebildet wird. Bei einigen niederen Thieren ist anfangs eine seichte Furche als Andeutung der Mundhöhle zu sehen.

Wir sehen somit, dass die erste Mundhöhlenanlage allseits von Ektodermgebilden umschlossen wird. Der anfänglich die obere Decke der Mundhöhle bildende Ueberzug des Gehirnes wird durch einen vom ersten Kiemenbogen vorgeschobenen Theil (Orbitalfortsatz) in die Höhe gedrängt, so dass die Mundhöhle späterhin von Theilen des ersten Kiemenbogens umgeben wird; aus dem ersten Kiemenbogen (Mandibularbogen) geht neben den die Mundhöhle umschliessenden festen Skelettheilen auch der feste Antheil der Nasenhöhle und der Orbita hervor, so dass aus dem zwischen der Mundbucht und dem Gehirn liegenden Theile des ersten Kiemenbogens die Anlage des Gesichtes entsteht. Wie wir bereits oben erwähnt haben, führen die aus dem Kern der Ursegmente stammenden Elemente, welche vorwiegend an dieser Bildung des Gesichtes betheiligt sind, auch die von der Muskelplatte herrührende Anlage der Muskelelemente mit sich, so dass im Zusammenhange mit der Ausbildung des Gesichtsskeletes auch die Ausbildung der Gesichtsmusculatur erfolgt.

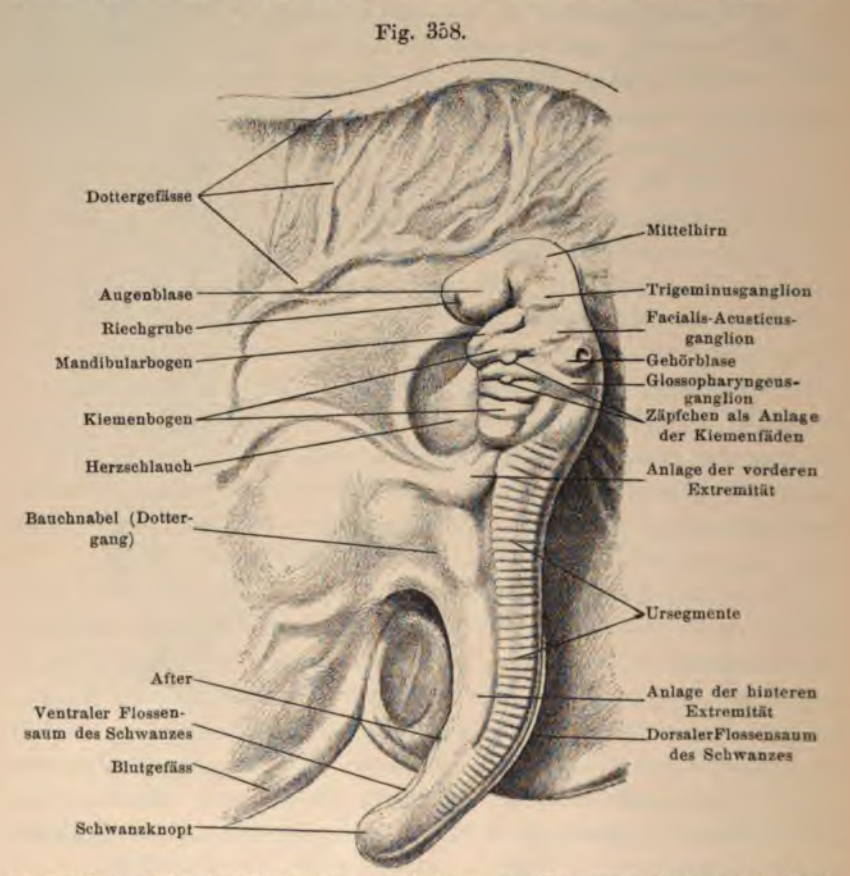
Die Kiemenspalten und Kiemenbögen nehmen von vorne nach rückwärts an Grösse ab; die Kiemenbögen ziehen derart, dass die Kiemenspalten mehr convergieren; wenn man sich die Kiemenbögen verlängert denkt, so schneiden sich diese Linien unter einem Winkel, der bei den verschiedenen Wirbelthieren verschieden gross ist; im Allgemeinen ist der Winkel, den der erste Kiemenbogen (Mandibularbogen) und der zweite Kiemenbogen (Hyoidbogen) mit einander bilden würden, grösser als der Winkel zwischen den anderen Kiemenbögen, und er ist von Einfluss auf die Form der Mundhöhle.

Durch das Aneinanderstossen der beiden oberen Kiemenbögen an der Ventralseite wird das Gesicht und der Hals von einander getrennt.

An den Kiemenbögen mancher Embryonen findet man Kiemenfäden, welche die Respiration des Thieres unterhalten; besonders schön ausgebildet sieht man sie bei den Embryonen von Selachiern. Verfolgt man sie in ihrer Entstehung, so zeigen sie sich anfangs als Hervorragungen an den Seiten der Kiemenbögen, welche

in den Raum der Kiemenspalte hineinragen (Fig. 358). Sie bestehen aus mesodermalen Elementen, welche von einem Ektodermüberzug bedeckt sind (Fig. 359); ihre Entwicklung erfolgt demnach in gleicher Weise wie die Entwicklung von Prominenzen an der Haut des Embryos. An-

Fig. 358.

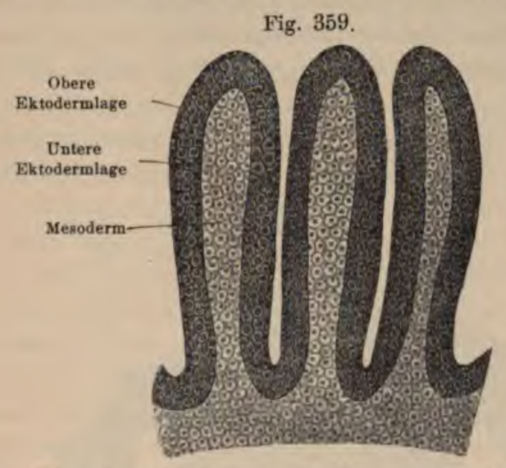


Oberflächenansicht eines 6·5 *mm* langen Embryos von Torpedo ocellata, nach *H. E.* und *F. Ziegler.*

fänglich stellen sie solide Stücke dar, später zeigen sie im durchfallenden Lichte, dass in jeden einzelnen Faden eine Gefässschlinge hineinzieht; am Querschnitte sieht man zwei Oeffnungen mit gleich grossen Lumen, welche den beiden Aesten der in den Kiemenfäden befindlichen Gefässschlinge entsprechen, in denen gleich bei ihrem Auftreten Blutkörperchen enthalten sind (Fig. 360). Ueberall stellen

die Kiemenfäden eine Vergrösserung der Hautoberfläche dar; bei Torpedo sieht man in den Kiemen einige feine Nervenästchen zu dem

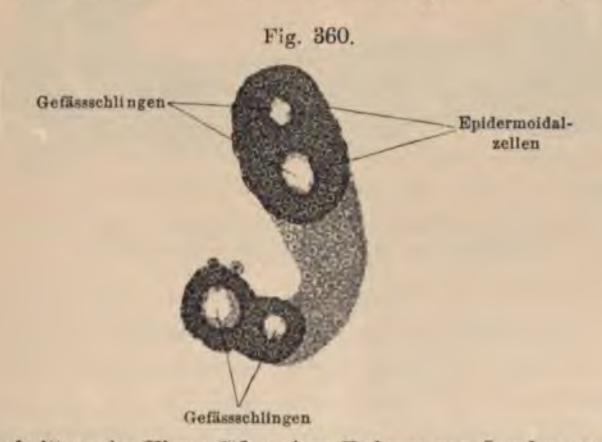
Fig. 359.



Kiemenfäden eines Embryos von Squalus acanthias im Längsschnitte.

in Entwicklung begriffenen elektrischen Organe hinziehen, welches nach *Babuchin* aus den Kiemenbögen hervorgeht; an den

Fig. 360.



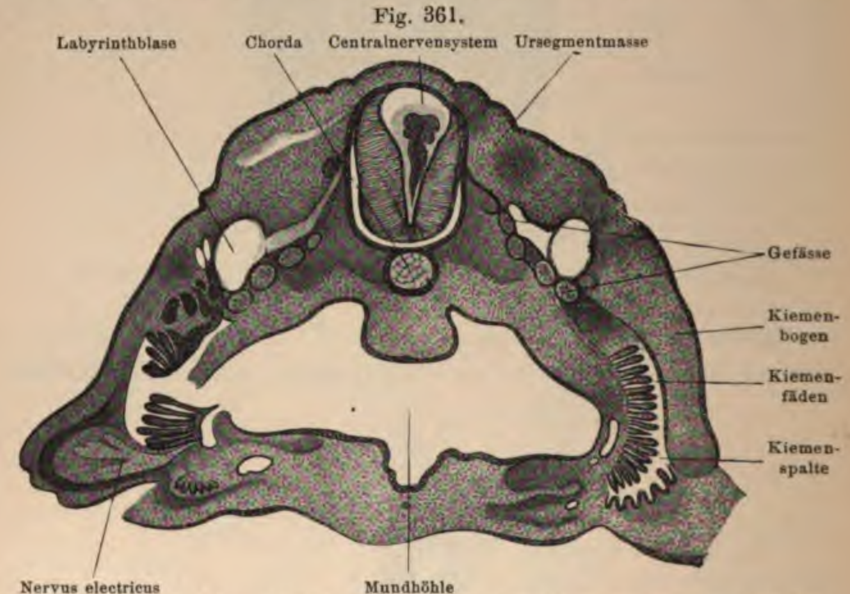
Querschnitt zweier Kiemenfäden eines Embryos von Squalus acanthias.

Wurzeln dieser Nervenästchen sind frühzeitig Ganglien zu finden (Fig. 361).

Messungen an menschlichen Embryonen, von 1·8 *cm* angefangen bis zu 15 *cm* Länge, welche unter der Lupe in der Richtung des

ersten Kiemenbogens, also am Unterkiefer vorgenommen wurden, wobei die Distanz vom Mundwinkel bis zur Mitte des Mundspaltes oder von der Mitte des äusseren Gehörganges bis zur Mitte des Mundspaltes bestimmt wurde, lieferten auf der rechten und linken Seite des Embryos verschiedene Zahlen. Man erhält dadurch Vorstellungen von der Länge des ersten Kiemenbogens, nachdem er Veränderungen eingegangen ist, und erfährt, dass bei vielen menschlichen Embryonen eine schwach ausgesprochene Asymmetrie zu Un-

Fig. 361.



Querschnitt eines 1·5 *cm* langen Embryos von Torpedo marmorata, in der Höhe des hintersten Abschnittes der Labyrinthblase.

gunsten der linken Seite vorhanden ist. Diese kann natürlich nicht von dem Gebrauche der einen oder der anderen Körperhälfte herrühren; aus den Untersuchungen, welche ich im Vereine mit *L. W. Fox* durchführte, zeigte sich, dass diese Asymmetrie schon in frühen Stadien nachzuweisen ist; die Längendifferenzen erreichten 0·12—2·0 *mm.* Da dies aber nicht constant ist, so kann man daraus kein Gesetz ableiten; manche Messungen ergaben eine derartig geringe Differenz, dass man sie als Fehler in der Untersuchung betrachten kann. Es ergibt sich aber daraus, dass die im Extrauterinleben auftretenden Asymmetrien nicht sämmtlich auf Functions-

vorgänge zurückzuführen sind, sondern dass eine Asymmetrie des Gesichtes zu Ungunsten der linken Seite angeboren sein kann.

Die auffälligsten Differenzen fanden sich bei einem Embryo von 1·8 *cm*, bei dem der Längenunterschied 0·12 *mm*, und bei einem Embryo von 12 *cm* Länge, bei dem der Längenunterschied 0·2 *cm* betrug.

Am Schwanztheile des Embryos ist bei den Amnioten in den Anfangsstadien eine ventralwärts offene Krümmung des Centralnervensystems zu sehen, so dass man auf Querschnitten, die durch das Schwanzende des Embryos gelegt sind, in ähnlicher Weise wie am Kopfende das Centralnervensystem und die übrigen Gebilde in der Längsachse des Embryos zweimal zu Gesichte bekommt. Durch diese Krümmung gegen die Bauchfläche des Embryos, am vorderen und hinteren Ende desselben wird seine Längsachse gegen die Bauchwand gekrümmt, so dass Kopf und Schwanz sich nahezu berühren und die Umschlagstelle des Amnions und der Dotternabelgang nur durch die Allantois oder deren Stiel von einander getrennt sind. Die Pleuroperitonealhöhle ragt bis nahe an das Schwanzende. Ebenso verhält es sich mit dem Darmcanale und dem Centralnervensystem, welches sogar im Schwanze bis an dessen hinterstes Ende sich fortsetzt.

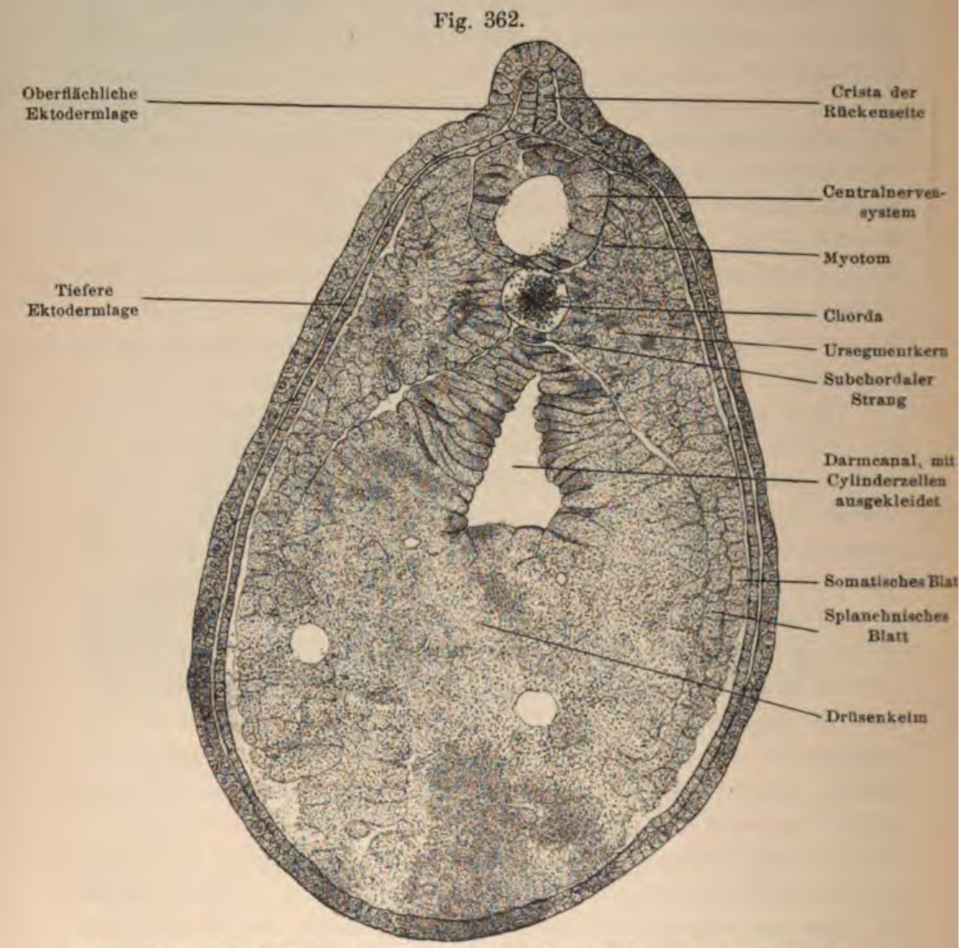
Die Ursegmente setzen sich bis an den Schwanztheil des Embryos fort. Hier umgeben die aus ihnen hervorgehenden Mesenchymgebilde in einem Entwicklungsstadium, wo die Allantois am Embryo an der unteren Fläche des Darmes zu liegen kommt, sämmtliche Höhlen, die am Querschnitte zu sehen sind. Die das Centralnervensystem umgebenden Gebilde geben das Substrat für die bleibenden Wirbel und die Muskeln des Schwanzes, ferner für die Umhüllungen des Centralnervensystems; sie umwuchern die Chorda, den Darmcanal und die beiden Peritonealhöhlen und setzen sich als mittlere Schichte des embryonalen Darmes in die Allantois fort (*v. Dobrynin*). Endlich ist noch zu erwähnen, dass diese Elemente in die Umschlagstelle des Amnions als dessen mittlere Schichte übergehen.

Aus jenem Theile der Mesenchymgebilde am Schwanzende, welcher die mittlere Schichte der Seitenplatte bildet, entstehen die Anlagen für die Knochen und Muskeln des Beckens und der Extremitäten. Die Fortsetzung dieser Zellenmasse über das Schwanzende des Darmcanales hinaus in der Richtung der Längsachse des Embryos

liefert das Material für die knöchernen, musculösen und bindegewebigen Gebilde des bleibenden Schwanzes der Wirbelthiere.

Am Schwanzende beobachtet man bei den nackten Amphibien

Fig. 362.



Querschnitt durch die untere Körperhälfte eines Embryos von Bufo cinereus.

und Fischen nicht jene Krümmung, wie sie bei den höheren Wirbelthieren auftritt.

Die Elemente des mittleren Keimblattes setzen sich, bedeckt von denen des äusseren Keimblattes, in den Schwanz fort. Wenn der Embryo in die Länge gezogen ist, beobachtet man am Schwanz-

ende, wo der Darm nahezu aufhört, dass die Chorda, die Elemente der Ursegmente und Centralnervensystem in Form eines Fortsatzes am Schwanzende hervorragen. Macht man durch denselben einen Querschnitt, so sieht man das vom Centralnervensystem abgeschnürte Hornblatt nach oben spitz auslaufen, so dass es den Durchschnitt eines leistenartigen Gebildes darstellt. Die Leiste an der unteren Fläche des Embryos ist länger als an der oberen. Am Schwanztheile zeigt das Centralnervensystem ein kleineres Lumen und eine dünnere Wandung als an den Querschnitten durch die oberen Embryonalabschnitte (Fig. 355). Die Chorda ist hier sehr breit. Diese Anlagen werden von den Elementen des Mesenchyms umgeben, aus welchen sich später die Bindesubstanzen, die Muskeln, pigmentführende Zellen, Gefässe und Nerven entwickeln; zum Studium dieser Elemente ist der durchsichtige Schwanztheil der frischen Wirbelthierembryonen ohne Zusatz von Reagentien bei durchfallendem Lichte sehr günstig.

Wir haben früher angeführt, dass nach der Ausbildung der Keimblätter bei den Batrachiern eine grössere Masse gefurchter Zellen längere Zeit persistiert, ohne in die Bildung des Embryonalleibes einbezogen zu werden. Diese Zellenmasse ist ein Rest der gefurchten Dottermasse und wird nach dem Abschlusse der Keimblattbildung vom Mesoderm und Ektoderm überzogen; diese Zellenmasse war schon *Reichert* und *Remak* bekannt; Ersterer nannte sie centrale Dottermasse, Letzterer Drüsenkeim (Fig. 362). In späteren Entwicklungsperioden participiert sie an dem Aufbau des Darmes und der Darmdrüsen. In diesen Elementen sind nicht nur die auskleidenden Zellen des Darmes und die Enchymgebilde der Darmdrüsen enthalten, sondern es ist mir nach zahlreichen Beobachtungen nicht unwahrscheinlich, dass sich diese Furchungsproducte gemeinsam mit den aus den Kernen der Ursegmente stammenden Mesenchymgebilden sich an der Bildung der Darmwand und an der Bildung der Bindesubstanzen der verschiedenen Darmdrüsen betheiligen. Während bei den höheren Wirbelthieren nur die Elemente der Ursegmente mesenchymatischer Natur sind und bei den Wirbellosen die Mesenchymgebilde aus einem grossen Theil der die Blastula bildenden Elemente sich entwickeln, scheinen die Batrachier gleichsam ein Zwischenstadium zu bilden, indem ein Theil der Elemente der Dottermasse (Drüsenkeim) sich an der Bildung des Mesenchyms betheiligt.

Das Mesenchym in seiner Beziehung zur Bildung der Gewebe.

Das Mesenchym ist, wie früher ausgeführt wurde, anfänglich aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt; wenn es aber in die Bildung von Organen eingegangen ist, so verändert es seine Beschaffenheit. Die mesothelialen Elemente dagegen zeigen eine gleichmässige, nur wenigen Veränderungen unterliegende Umwandlung zu Epithel und zu Endothel. Die einzelnen Zellen des Mesenchyms zeigen eine rundliche Gestalt mit zarten Fortsätzen des Plasmas und einen deutlichen Kern, dessen Elemente sich leicht tingieren lassen. Von einer eigentlichen Zwischensubstanz ist anfangs nichts wahrzunehmen; zwischen den einzelnen Elementen scheint aber eine Flüssigkeit vorhanden zu sein, welche die intercellularen Lücken ausfüllt. Im Fortschreiten der Entwicklung senden die Elemente Fortsätze aus, welche mit einander in Verbindung stehen; in dem dadurch entstehenden Netzwerke finden sich auch fortsatzlose Zellen. Die Kerne werden grösser und zeigen ein oder mehrere Chromatinkörnchen, zuweilen regelmässige karyokinetische Figuren, deren Abstammung sich, wie aus den Schilderungen der ersten Entwicklungsvorgänge im Ei hervorgeht, bis zu den Karyokinesen der Furchungskugeln zurückleiten lässt.

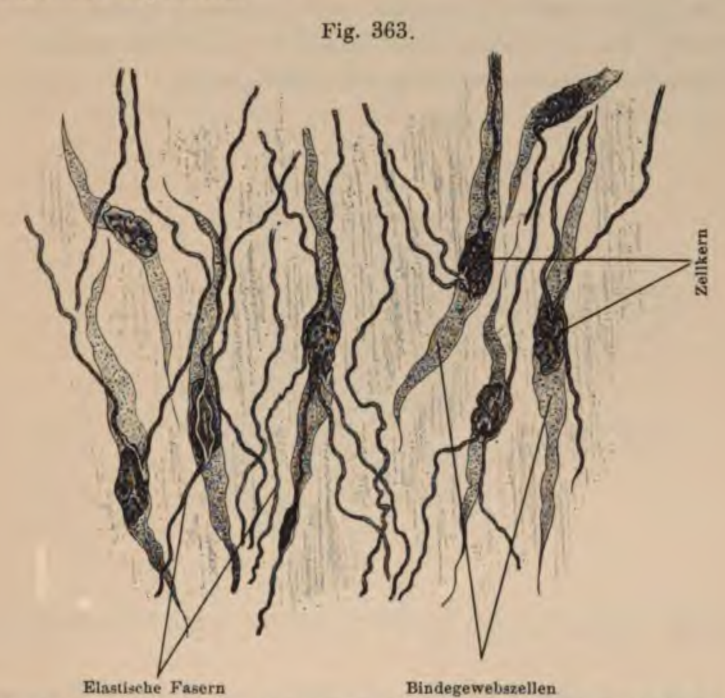
An Embryonen, welche in Ueberosmiumsäure gehärtet wurden, lassen sich an Querschnitten die Mesenchymelemente sehr gut studieren.

Bindegewebe und elastisches Gewebe.

M. Schultze war der Meinung, dass die Zellen, aus welchen das Bindegewebe entsteht, sich einander nähern und mit einander verschmelzen, und ein Theil des Zellenleibes zu Fibrillen umge-

wandelt werde; dieser Anschauung pflichtet in neuerer Zeit *Lwoff* bei. Am Protoplasma der Zelle wäre nach dieser Ansicht ein oberflächlicher und ein tiefer Theil des Plasmas zu unterscheiden, welche functionell verschieden sind; der oberflächliche Theil gibt die fibröse Zwischensubstanz, der tiefere Theil sammt dem Kerne wird zu den Bindegewebskörperchen.

Fig. 363.



Elastische Fasern aus dem Ligamentum nuchae eines fünfmonatlichen Rindsembryos, nach *Kuskow*.

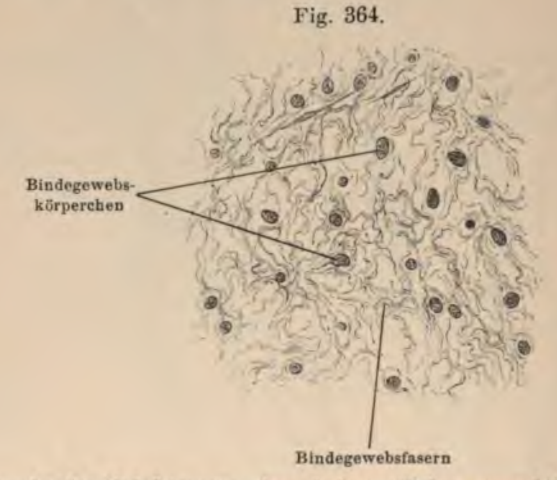
Obersteiner und *Kusnetzoff* sahen die einzelnen Zellen, aus welchen das Bindegewebe hervorgeht, also die mesenchymalen Elemente, der Länge nach zu Fortsätzen auswachsen; die Fortsätze werden spindelförmig und geben die Fibrillen des Bindegewebes; sie vereinigen sich mit den Fortsätzen anderer Zellen. Kleine Reste des Zellplasmas bleiben mit dem Kerne als Bindegewebskörperchen zurück.

Nach *Boll* zeigen jene embryonalen Zellen, aus denen das Bindegewebe hervorgeht, schon sehr frühzeitig eine Reihe feiner

fibrillärer Ausläufer, welche anfangs als zarte Fortsätze ringsherum um die Zelle liegen, während sie sich später zu Fasern umgestalten und nach zwei entgegengesetzten Richtungen auslaufen; es können demnach ganze Bündel von Fasern aus den Zellen entstehen. *Flemming* findet neuerdings, dass die Bindegewebsfibrillen in den peripheren Schichten der embryonalen Zellenleiber entstehen.

Aehnliche Bilder beobachtete ich auch an den bindegewebigen Elementen des Amnions von Embryonen der Säugethiere und besonders an jüngeren menschlichen Embryonen.

Fig. 364.



Gewebe des Nabelstranges eines dreimonatlichen menschlichen Embryos.

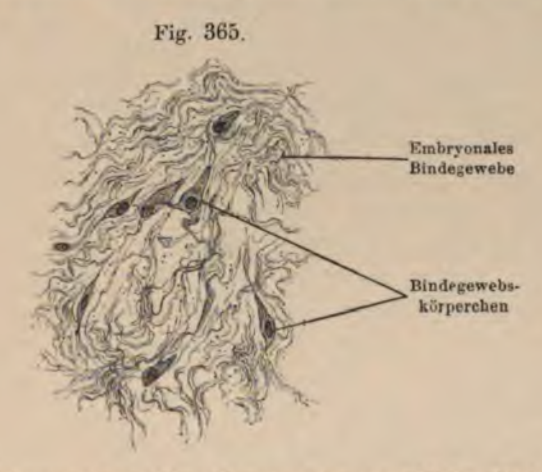
Henle, Kölliker, Ranvier und *Minot* lassen das Bindegewebe aus der Grundsubstanz hervorgehen und nehmen einen intercellularen Ursprung der Fibrillen an.

Wie die Bindegewebselemente aus den mesenchymalen Zellen abgeleitet werden, stammen auch die elastischen Fasern aus diesem Zellenmateriale; einige aber (*Heller*) nehmen hier eine Differenzierung der Grundsubstanz zu elastischen Fasern an und stützen sich darauf, dass am Ohrknorpel die elastischen Fasern nicht mit den zelligen Elementen in Verbindung stehen. Die Untersuchungen von *Kuskow* und Anderen machen es wahrscheinlich, dass die elastischen Elemente mit den Zellkernen in nahem Zusammenhang stehen (Fig. 363). Während das Bindegewebe verhältnismässig frühzeitig auftritt, sieht

man die elastischen Fasern bei menschlichen Föten erst im Alter von 4—5 Monaten und im Ligamentum nuchae des Rindes bei einer Embryonallänge von 15 *cm*. An manchen Stellen, wo man beim Erwachsenen elastisches Gewebe findet, ist es bei Embryonen noch nicht zu finden.

Bei $7^1/_2$monatlichen menschlichen Föten fand *Krösing* einzelne elastische Fasern zwischen den Bindegewebsfasern der Cutis und Einlagerungen elastischer Substanz in die Grundsubstanz des Stratum reticulare; bei 8 Monate alten Föten ist dieses Stratum schon sehr reichlich mit vielfach sich verschlingenden elastischen Fasern ver-

Fig. 365.



Gewebe des Nabelstranges eines sieben Monate alten menschlichen Embryos.

sehen, und im Stratum papillare beginnt die Production elastischen Materiales. Die elastischen Fasern des Embryos unterscheiden sich von denen des Erwachsenen durch ihre geringe Breite und ausserdem durch ihre Gestalt; während die des Erwachsenen hobeltourähnlich gewunden und glatt sind, sind die des Embryos auffallend gekräuselt.

Das Gallertgewebe der *Wharton*'schen Sulze zeichnet sich dadurch aus, dass sich in der Intercellularsubstanz Mucin findet. In jüngeren Stadien besteht es aus zahlreichen runden Zellen (Fig. 364), deren Fortsätze ein dichtes Netzwerk bilden. In späteren Stadien der Entwicklung sind deutliche Fasern ausgebildet, welche zu Maschen angeordnet sind (Fig. 365); die einzelnen Fasern ziehen gekräuselt nach verschiedenen Richtungen; bei Zunahme der Fibrillen in

späteren Embryonalstadien sieht man verhältnismässig viel zellige, mit den Fasern zusammenhängende granulierte Gebilde, welche ovale Kerne besitzen und durch Carmin mit Zusatz von Essigsäure deutlich gemacht werden können.

Pigmentzellen.

Das Pigment ist bei einigen Eiern aus dem Mutterboden beigegeben und zeigt sich in Form feiner Körnchen, welche an der Oberfläche des Eichens abgelagert sind. Wenn beim Furchungsprocesse und bei den weiteren Bildungen die Pigmentierung auf eine grössere Anzahl von Elementen übergeht, so rührt dies von einer specifischen Thätigkeit der embryonalen Zellen her, welche neues Pigment zu bilden vermögen; es lässt sich dies besonders an Batrachiereiern verfolgen (*F. Winkler*). Bei den Forellenembryonen sind am Deutoplasma in der Nähe des Keimes grössere körnige Massen zu sehen, die deutlich abgegrenzt sind und Elemente in sich enthalten, welche die ersten Pigmentlager im Ei vorstellen.

Bei jenen Thieren, deren Eier kein ausgebildetes Pigment führen, sondern erst in späterer Entwicklungsperiode Pigmentzellen enthalten, scheint die Pigmentbildung in einem gewissen genetischen Zusammenhange mit der Bildung und Veränderung des Hämoglobins zu stehen. Die ersten pigmenthaltigen Zellen liegen in der Epidermis, und zwar in deren tiefster Lage bei jenen Thieren, welche im Ei kein ausgebildetes Pigment besitzen; beim Hühnchen ist dies am 9.—10. Bebrütungstage zu finden. Ausserdem findet man in der Cutis Zellen mesenchymalen Ursprungs, welche den Leukocyten ähnlich sind; sie besitzen ein granuliertes Protoplasma und einen ovalen Kern, bekommen bei einigen Thieren Fortsätze, welche an Verzweigungen sehr reich werden und mit den Verzweigungen anderer Zellen anastomosieren; so entsteht ein Fachwerk, in welchem Zellen mit bald gröberen, bald feineren Körnchen von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen liegen; oftmals sieht man sie unmittelbar unter der Epidermis; sie bedingen die Färbung der Haut und spielen bei der Veränderung der Hautfärbung durch ihre Formänderung und durch ihre Bewegungen eine Rolle; von ihnen gehen zuweilen Fortsätze bis zwischen die Epithelzellen hinein.

An den pigmenthaltigen, mit Fortsätzen versehenen Zellen von durchsichtigen Theilen lebender Embryonen kann man auch lebhafte Molecularbewegungen der Pigmentkörnchen sehen (*F. Winkler*). Einzelne Körnchen können das Protoplasma ihrer Zelle verlassen und in die benachbarten Räume gelangen; solche Körnchen können mit dem Lymphstrome weiter bewegt und in die verschiedenen Organe gebracht werden.

Fettgewebe.

Das Fett ist bereits in verhältnismässig frühen Stadien des Embryonallebens zu sehen. Die Zellen, aus denen das Fett hervorgeht, sind Gebilde des Mesenchyms. Wir folgen bei ihrer Darstellung den vortrefflichen Ausführungen *Flemming's*, deren Ergebnisse allgemein angenommen sind. Beim menschlichen Embryo zeigt es sich zu Ende des dritten und zu Anfang des vierten Monates in Form kleiner, aus kleinen Fettzellen zusammengesetzter Klümpchen. Bei älteren Embryonen sieht man nebst den kleinen auch grössere Fettzellen; die meisten Fettzellen besitzen noch einen ziemlichen Vorrath von Protoplasma, welches noch nicht zu Fett metamorphosiert ist. Eine in der Fettbildung begriffene Zelle zeigt den Kern der Zelle mehr nach der Peripherie gelegen; an der entgegengesetzten Seite des Kernes treten Fettkörnchen auf, welche sich zu einer grösseren Kugel vereinigen. Die Formveränderungen und die chemischen Processe in der Zelle vor dem Auftreten des Fetttröpfchens sind noch nicht genügend bekannt.

Knorpel.

Die mesenchymalen Elemente geben nicht nur dem Bindegewebe und dem elastischen Gewebe, sondern auch dem Knorpel die Grundlage zum Aufbaue. Die verschiedene physiologische Differenzierung erfolgt erst später, und wenn wir in späteren Entwicklungsstadien Knorpel und Bindegewebe enge aneinander liegen sehen, so ist dies dadurch zu erklären, dass beide Gewebsarten aus einer gemeinsamen Bildungsmasse hervorgegangen sind.

Sowohl die Anlagen von bleibenden Knorpeln, als auch die knorpeligen Vorstadien von Skelettheilen zeigen dicht an einander stehende Elemente; die anfangs vorhandene flüssige Zwischensubstanz

scheint geschwunden zu sein, und die Zellanhäufung tritt in gefärbten Schnitten durch die stärkere Aufnahme des Farbstoffes kräftiger hervor. Solche Zellanhäufungen bilden zuweilen Stränge; sie sind von den umgebenden Bindesubstanzen nicht scharf abgegrenzt. Dieses Stadium wird als Vorknorpelstadium (prächondrales Stadium) bezeichnet. Darauf folgt ein Uebergangsstadium, in welchem eine, wenn auch noch geringe Zwischensubstanz auftritt; die Knorpelsubstanz färbt sich noch mit Hämatoxylin, besonders nehmen die Zellkerne den Farbstoff auf. Gegen die Peripherie des Knorpels ist auch hier noch zwischen dem chondralen und dem umgebenden bindegewebigen Theile keine Grenze zu ziehen. Ein Knorpel in diesem Uebergangsstadium wird unreifer Knorpel genannt. Der unreife Knorpel geht in den reifen Knorpel über; die Zellen sind grösser, und die Intercellularsubstanz ist reichlich vorhanden; die einzelnen Zellen stehen von einander entfernt. Die Peripherie des Knorpels zeigt aber noch immer eine dichte Aneinanderlagerung von knorpeligen und bindegewebigen Zellen, während im centralen Theile des Knorpels beide Zellformen von einander weiter entfernt sind, so dass hier bereits eine Scheidung des Knorpels und des Bindegewebes platzgegriffen hat. Aus dem Grössenverhältnis der Knorpelzellen und aus ihrem gegenseitigen Abstand lässt sich aber kein Schluss auf den Reifegrad des Knorpels ziehen. Daher hat auch *Gradenigo* in seinen unter meiner Leitung ausgeführten Studien über das Mittelohr als Hauptunterschied zwischen dem Vorknorpel- und dem Knorpelstadium das Vorhandensein der Intercellularsubstanz angesehen; der Unterschied zwischen dem unreifen und dem reifen Knorpel liegt in dem Verhalten der Zwischensubstanz, welche sich im unreifen Knorpel mit Hämatoxylin gut färbt, im Knorpel aber diesen Farbstoff kaum annimmt.

Im Vorknorpel liegen die Zellen dicht an einander gedrängt; allmälig verdicken sich die Randzonen der Zellen, so dass die letzteren weiter von einander zu stehen kommen; die Zellen theilen sich, jedes Theilstück verdickt sich am Rande und erscheint so von einer Art Hülle umgeben. Die Hüllen der ursprünglichen Zellen, der Mutterzellen, verschmelzen mit einander und bilden so die Grundsubstanz, welche durch die Verschmelzung der Hüllen der Tochterzellen vergrössert wird. Im reifen Knorpel besitzen die vorhandenen Zellen sämmtlich derartige Umhüllungen, durch

welche sie von der Grundsubstanz getrennt werden (Knorpelkapsel).

Das Bindegewebe, welches sich in der Peripherie an die dicht lagernden Knorpelzellen anschliesst, zeigt längliche Zellen und legt sich als Perichondrium circulär um die Knorpelmassen herum. Der Bindegewebsknorpel, wie er in Intervertebralscheiben und in der Schamfuge vorkommt, zeigt schon im Vorknorpelstadium Bindegewebszüge von parallelem Verlaufe.

Nach *Rouget* enthalten die Knorpelzellen Glykogen; bekanntlich ist das Glykogen in allen Theilen des Embryonalleibes stark verbreitet, und sein Auftreten in den Knorpelzellen ist nicht überraschend. Die Vergrösserung der Knorpelmassen geschieht zunächst durch Vermehrung der Zellen durch Theilung bei gleichzeitiger Zunahme der Intercellularsubstanz, welche aus den Knorpelzellen hervorgeht.

Im Knorpel kommen auch frühzeitige Veränderungen vor, welche als degenerative Processe angesehen werden können; *Deckhuyzen* hat in der Epiglottis neugeborener Hunde weit vorgeschrittene Degenerationsprocesse gefunden.

Das bisher geschilderte Verhalten entspricht dem hyalinen Knorpel, während die anderen Knorpelarten, wie Faserknorpel und Netzknorpel, aus dem hyalinen Knorpel hervorgehen.

Bildung des Knochens.

Das Knochengewebe bildet sich aus demselben Zellensubstrat, aus welchem die übrigen Bindesubstanzen hervorgehen. Einerseits können die Elemente des fibrillären Bindegewebes zu Knochen umgewandelt werden, indem das Bindegewebe als Periost direct zu Knochensubstanz wird; andererseits findet man zuerst die zelligen Elemente als Knorpel mit Zwischensubstanz vorgebildet, der erweicht und verdrängt wird; dabei nimmt die Zwischensubstanz ab, die Knorpelzellen werden grösser, und an die Stelle des Knorpels tritt vom Bindegewebe her eine faserige Masse.

Miescher vertrat die Metaplastik und nahm an, dass sich die Knorpelzellen direct in Knochenzellen umwandeln; *Heinrich Müller* begründete die Lehre von der Neoplastik, dass die Knorpelzellen untergehen, die Räume sich mit Markgewebe füllen und erst aus diesem Markgewebe der neue Knochen entstehe. Die neo-

plastische Lehre, welche heute die herrschende ist, nimmt eine dreifache Form der Ossification an: eine endesmale, perichondrale und enchondrale; die endesmale oder intermembranöse Osteogenese (Parostose) geht im Bindegewebe vor sich und führt zum Bindegewebsknochen. Die perichondrale Osteogenese (Exostose) ist die Verknöcherung an der Aussenfläche knorpeliger Organe; das Perichondrium, welches an seiner Innenfläche bereits junge Knochen erzeugt hat, wird im Umfang des Knochens zum Periost und übernimmt die Weiterbildung des Knochens. Die enchondrale Osteogenese (Endostose) geht im Innern von knorpeligen Organen vor sich, indem das Perichondrium in das Innere des Knorpels gefässhaltige Fortsätze sendet. Der Bindegewebsknochen heisst auch secundärer Knochen (Belegknochen, Deckknochen), der perichondrale und der enchondrale Knochen heisst primärer Knochen.

Die Parostose findet sich am ganzen Schädeldache und an einem Theile der Gesichtsknochen. Man pflegt die Deckknochen auch als Hautknochen (dermale Knochen) zu bezeichnen; nach den Untersuchungen von *Hertwig* sind diese durch Umwandlung eines weichen Grundgewebes entstehenden Knochen dem Hautskelette der niederen Wirbelthiere homolog und als phylogenetischer Rest desselben aufzufassen.

Die Schädelknochen des Menschen zeigen etwa im dritten Monate der Schwangerschaft kleine verkalkte Zellbalken (Spiculae), die sich von einem centralen Punkte aus vergrössern; es entsteht ein maschiges Zellwerk, welches mit den Zellen des Mesenchyms zusammenhängt und aus einer Art fibrösen Gewebes besteht, das zahlreiche Blutgefässe enthält; die Fasern dieses Gewebes werden knochenbildende (osteogenetische) Fasern genannt; der Uebergang in Knochen erfolgt dadurch, dass sie in eine verkalkte Grundsubstanz eingeschlossen werden. Das dem Knochen anliegende Bindegewebe wird zum Periost und übernimmt die weitere Knochenbildung. Auf diese Weise erfolgt das Dickenwachsthum des Knochens.

Einige dieser Bindegewebszellen liegen innerhalb der knöchernen Substanz und werden als Knochenkörperchen bezeichnet. Andere Zellen liegen auf der Oberfläche des Knochens zwischen Bindegewebe und Knochensubstanz; sie sind auffallend grösser als die übrigen Bindegewebszellen, haben einen wandständigen Kern, lange Fort-

sätze und nehmen leichter Farbstoffe auf; diese Zellen, welche man bei der Neubildung von Knochen stets beobachtet, werden von Knochensubstanz umwuchert und gelangen in das Innere des Knochens (Osteoblasten), wo sie als Knochenzellen persistieren. In den Hohlräumen des Knochens liegen ebenfalls Osteoblasten (Fig. 366), welche ebenso mesenchymatischen Ursprungs sind wie die Osteoblasten an der Oberfläche des Knochens.

Fig. 366.



Querschnitt eines in Verknöcherung begriffenen Scheitelbeines vom Hundeembryo.

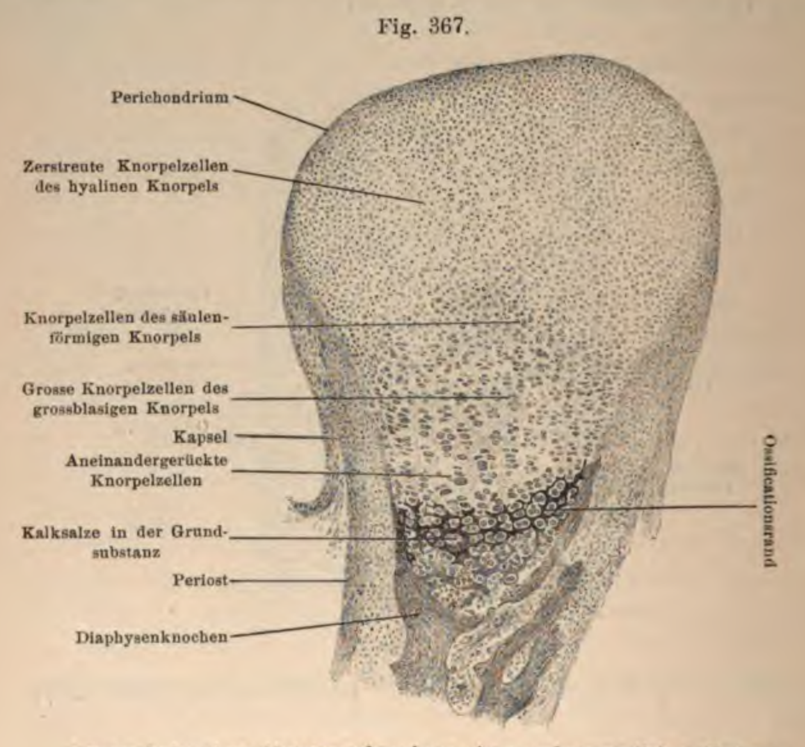
Bei der Verkalkung des Knochens findet eine Ablagerung anorganischer Substanzen, zumeist von Kalksalzen nur in der Zwischensubstanz statt, wobei diese Stellen dunkler erscheinen. Die Fibrillen verkalken anfangs nicht und werden von der verkalkten Grundsubstanz zu osteogenem Gewebe vereinigt; erst später erfolgt die Ablagerung der Kalksalze innerhalb des Bündels von osteogenem Gewebe.

Die so gebildete Knochensubstanz bildet ein grossmaschiges Netzwerk, in dem verschiedenartige Zellen liegen.

Die indirecte (neoplastische) Knochenbildung besteht darin, dass die erste Form des Knochens durch ein knorpeliges Gewebe

vorgebildet ist; in der Grundsubstanz des Knorpelgewebes werden Kalksalze abgelagert; das Knorpelgewebe degeneriert, und es tritt vom Bindegewebe her eine Neubildung auf, welche die erste Knochensubstanz liefert. Man kann dies deutlich an Längsschnitten von den in Verknöcherung begriffenen Röhrenknochen studieren (Fig. 367). Man sieht an der Epiphyse zunächst unterhalb der Gelenkskapsel dicht-

Fig. 367.



Längsschnitt eines Metatarsusknochens eines sechsmonatlichen Embryos.

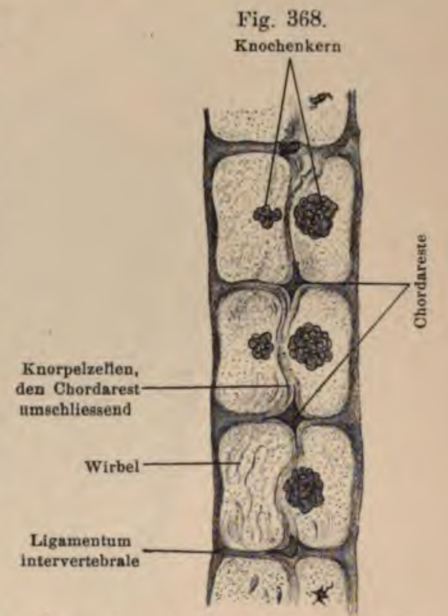
gedrängte Knorpelzellen und eine verhältnismässig geringe Zwischensubstanz. Die Knorpelzellen sind länglich, und ihre Längsachse zieht der Epiphysenoberfläche parallel; die tiefer liegenden Knochenzellen sind mehr zerstreut, von unregelmässiger Lagerung, und die Zwischensubstanz nimmt zu. Bald treten die Zellen in Gruppen zusammen und ordnen sich parallel der Längsachse in einzelne Reihen, wobei sowohl die Knorpelzellen schrumpfen und die Knorpelkapseln grösser werden; die Knorpelzellen nehmen auch in ihrem Querdurchmesser

zu (grossblasiger Knorpel); hier lagern sich krümlige Kalksalze als Beginn der Ossification ab.

Die zwischen dem grossblasigen und dem normalen hyalinen Knorpel befindlichen, in Reihen angeordneten Knorpelzellen, welche parallel der Längsachse des Knorpels liegen, werden säulenförmiger Knorpel genannt.

Die Stelle, an welcher die Verknöcherung beginnt, wird als Knochenkern (Ossificationscentrum) bezeichnet; von hier aus geht die Umwandlung des Knorpels nach der Peripherie hin weiter (Fig. 368).

Fig. 368.



Sagittalschnitt durch die Mitte der Wirbelsäule eines 7 *cm* langen menschlichen Embryos.

Wenn man an die Stelle des Ossificationsrandes kommt, so liegen die Knorpelzellen so nahe aneinander, dass die Zwischensubstanz zwischen ihnen gänzlich schwindet, und es entstehen dadurch Canälchen, welche an den Schnitten bald länger, bald kürzer erscheinen. Die Knorpelzwischensubstanz um diese neugebildeten Canälchen wird durch abgelagerte Kalkmassen trüber.

Die in der Umgebung liegenden Mesenchymgebilde, welche die Hauptmasse des Periosts bilden, treten knospenartig an die Knorpelelemente heran (Periostknospe); die Reste der Grundsubstanz im grossblasigen Knorpel lösen sich auf, die in den geblähten Kapseln liegenden Zellen werden frei und schliessen sich den Elementen der Periostknospe an. Durch die Auflösung der Grundsubstanz entsteht somit eine von Elementen der Knospe und von freigewordenen Knorpelzellen ausgefüllte Höhle, die primäre Markhöhle, welche sich allmälig ausdehnt und der bleibenden Markhöhle des Knochens entspricht. An den Resten der Knorpelgrundsubstanz, welche als Zellstränge in den gebildeten Markräumen

liegen, finden sich zahlreiche verästelte Osteoblasten, deren Fortsätze mit einander verschmelzen und verkalken.

Es kommt zur weiteren Ausbildung von neuem Knochen, der gleichfalls von den Mesenchymzellen des Periosts ausgeht, und es lagert sich auf die ursprüngliche erste Knochenschichte neuer Knochen an; es wächst also der Knochen durch Apposition.

Bei den Röhrenknochen wird der Verknöcherungsrand all-

Fig. 369.

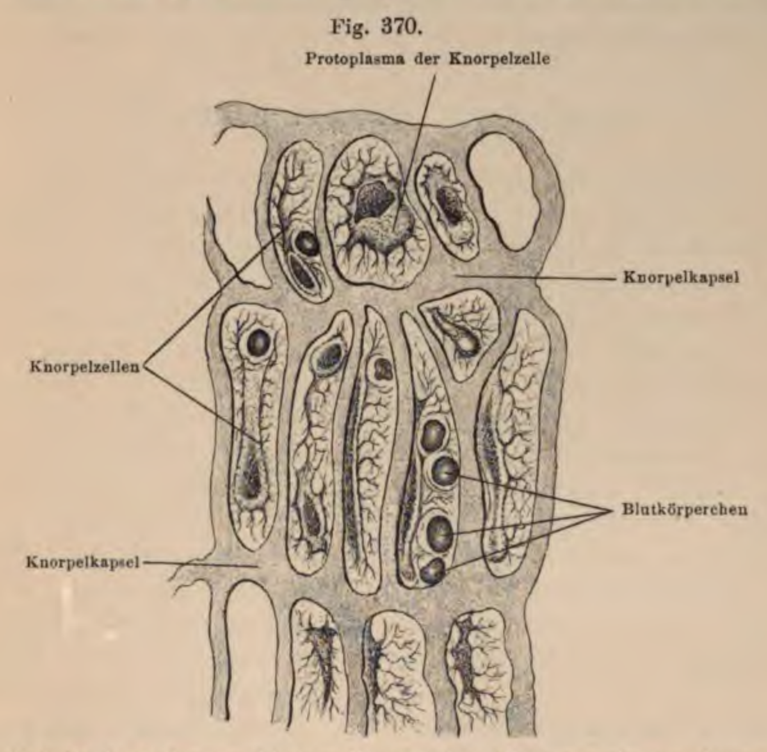


Durchschnitt durch den Anulus tympanicus eines 18 *cm* langen menschlichen Embryos.

mälig gegen die Epiphyse vorgeschoben, und im gleichen Masse nimmt auch die Länge des Röhrenknochens zu, so dass auch die Epiphyse wächst. Das Wachsthum des Knochens erreicht seine Grenze dadurch, dass im Knochen Rückbildungsvorgänge entstehen, durch welche eine Abnahme der Knochenmasse stattfindet, indem bereits gebildete Knochensubstanz einer Resorption unterliegt. Die Resorption wird durch Zellen eingeleitet, welche sich an der Grenze des Knochens gegen den Knorpel oder gegen Bindegewebe finden oder in den Höhlen der Knochen liegen. Die Zellen sind auffallend

grösser, haben mehrere Kerne und werden nach *Kölliker* als Osteoklasten bezeichnet; sie haben die Fähigkeit, in ihrer Umgebung den Knochen zu resorbieren, so dass man die Zellen zumeist in concaven Nischen findet, welche man Ausschmelzungsräume (*Stricker*) nennt. Diese Räume sind mit Markgewebe erfüllt, welches

Fig. 370.



Durchschnitt durch den grossblasigen Knorpel einer Rippe von einem sechsmonatlichen menschlichen Embryo, hart am Ossificationskerne, nach *Bayerl.*

den Elementen der eingedrungenen Periostknospe seine Entstehung verdankt; es bildet sich zuerst rothes Knochenmark aus, welches sich im Extrauterinleben allmälig in proximaler Richtung (*E. Neumann*) zurückbildet, so dass beim Erwachsenen nur noch die proximalen Epiphysen rothes Knochenmark enthalten. Man findet in ihm Riesenzellen (Myeloplaques von *Robin*), kernhaltige rothe Blutkörperchen und runde, kernhaltige Zellen, welche grossen Lymphzellen ähnlich sind und Markzellen genannt werden.

An Durchschnitten durch den Anulus tympanicus sieht man Osteoblasten und Osteoklasten von verschiedener Grösse bei menschlichen Embryonen von etwa vier Monaten (Fig. 369).

Am Ossificationsrande entstehen im Knorpel rothe Blutkörperchen, und zwar sieht man nach *Bayerl* im Bereiche des grossblasigen Knorpels (Fig. 370), innerhalb der Knorpelhöhlen, Blutkörperchen liegen.

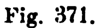
Entwicklung der Wirbelsäule.

Das erste Gebilde, welches bei der Formation des Skelets besprochen werden soll, ist die Chorda dorsalis (Wirbelsaite); sowohl in embryologischer als auch in vergleichend anatomischer Beziehung spielt sie eine wichtige Rolle, da sie bei dem Amphioxus den einzigen Skelettheil bildet. Bei niederen Wirbelthieren bleibt sie auch im Extrauterinleben erhalten; bei den Amnioten aber schwindet sie schon während des Embryonallebens und bleibt nur in wenigen Resten erhalten; *Kowalewsky* wies das Vorkommen der Chorda dorsalis bei Wirbellosen nach. Sie ist nach den gegenwärtigen Anschauungen das einzige Gebilde des Skelets, welches aus dem Entoderm abstammt, also epithelialen Ursprungs ist. Früher lehrte man, dass auch die Chorda aus dem Mesoderm hervorgehe; diese Ansicht wurde aber von *Mihalkovics*, der die Aehnlichkeit der rückgängigen Metamorphose der Chordaelemente mit der Degeneration anderer Epithelialgebilde hervorhob, ferner von *Radwaner, Balfour* u. A. bekämpft.

Man unterscheidet an der Chorda die eigentliche Chordasubstanz und die Chordascheide; die unter der Chordascheide liegende Schichte wird als Chordaepithel bezeichnet. *Gegenbaur* fand bei Knochenfischen zwei elastische Lamellen (Membrana elastica limitans externa und interna) auf der Oberfläche der Chorda und leitete sie aus den skeletogenen (mesodermalen) Elementen des Embryos ab. Auch bei Amphibien findet sich eine Elastica externa.

Nach *W. Müller* ist die Cuticula chordae eine quellbare, das Licht doppelt brechende Membran, welche bei vielen Wirbelthieren eine radiäre Strichelung zeigt. *Goette* beschrieb bei den Amphibien und Amnioten eine zellige Scheide, welche einem rings um

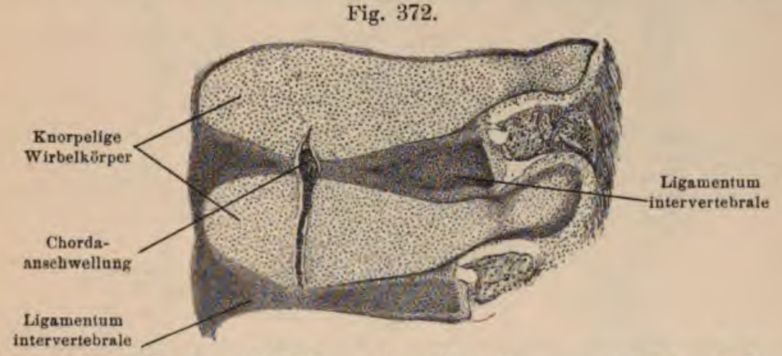
Fig. 371.



Querschnitt eines 2·4 *cm* langen menschlichen Embryos in der Halsgegend.

die Chorda befindlichen Knorpelrohre entspricht, wie es sich bei den Elasmobranchiern findet und sich aus den mesodermalen Elementen entwickelt. Nach *Claus* ist die Elastica externa der Chorda bei den Haifischen als primäre Ausscheidung der Chordazellen anzusehen; sie erscheint noch vor dem Auftreten der skeletogenen Schichte. Die äussere Chordascheide lässt sich bei den Amnioten nicht mehr als ein besonderes Gebilde unterscheiden; das die Chorda und das Rückenmark umgebende Zellensubstrat entwickelt sich anfangs zu einem knorpeligen Gebilde, welches um die Chorda herum den Wirbelkörper gibt, während die Knorpelstücke um das Rückenmark die Anlage der Wirbelbögen gibt. Nach *Schmidt* erlangt die

Fig. 372.



Längsschnitt zweier Brustwirbelkörper eines 2·5 *cm* langen menschlichen Embryos.

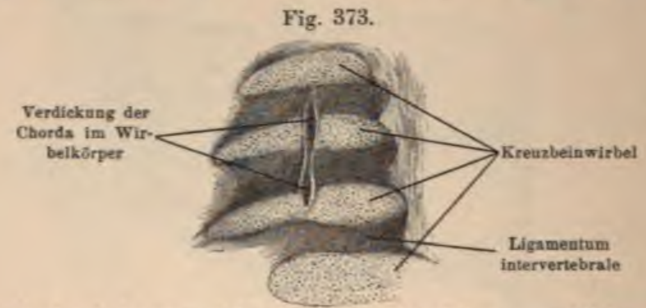
Chordascheide bei Knochenfischen und Amphibien eine beträchtliche Dicke, ohne Zellen zu erhalten.

Nach *Kölliker* beginnt die Ausbildung der Wirbelsäule bei menschlichen Embryonen in der sechsten bis siebenten Woche. An Embryonen der achten Woche sieht man schon die Wirbelkörper und zwischen ihnen die Ligamenta intervertebralia. In der Mitte des Wirbelkörpers liegt innerhalb eines kleinen Hohlraumes eine Zellenmasse, welche dem Reste der Chorda dorsalis entspricht (Fig. 371). An Schnitten, welche das Zwischenwirbelband treffen, sieht man diese Zellenmasse viel breiter, so dass die Chordareste im Gebiete des knorpeligen Wirbels in einer dünneren, im Gebiete des Zwischenwirbelbandes in einer dickeren Lage anzutreffen sind (Fig. 372). Im Gebiete des Kreuzbeines zeigt sich aber bei menschlichen Embryonen zuweilen die Erweiterung des Chordarestes inner-

halb des Wirbelkörpers und die Einschnürung im Intervertebralligament (Fig. 373). An Längsschnitten ergibt sich dementsprechend eine perlschnurartige Figur. Seitlich von der knorpeligen Anlage des Wirbelkörpers bilden sich die Knorpelanlagen der Bögen, welche anfangs mit dem Wirbelkörper zusammenhängen, ziehen an die Dorsalfläche des Nervensystems, so dass sie im vierten Monate des menschlichen Embryonallebens, also zu einer Zeit, wo bereits die Verknöcherung der Wirbel beginnt, zur Vereinigung kommen.

Die aus dem Mesenchym hervorgegangenen knorpeligen Anlagen der Wirbel werden an jenen Stellen, wo sich Gefässe vorfinden, durchbrochen, und auf diese Weise können die Arteriae vertebrales in der Halsregion sowie andere Gefässe den Knorpel durch-

Fig. 373.



Durchschnitt durch das Kreuzbein eines vierwöchentlichen menschlichen Embryos.

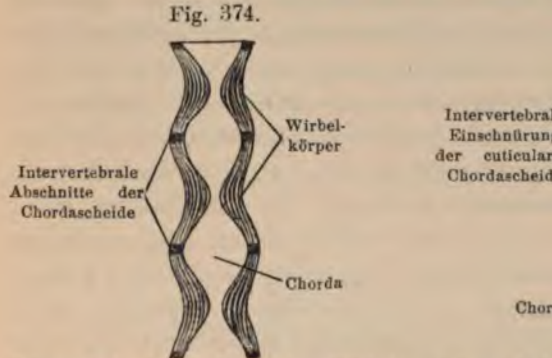
ziehen; die mesenchymalen Elemente umwuchern nämlich die bereits früher angelegten und in ihrem Verlaufe bestimmten Nerven und Gefässe und bilden sich erst später zu Knochen und Knorpel um.

Das Verhalten der Chorda im Wirbelkörper und Zwischenwirbelkörper zeigt sich nicht bei allen Wirbelthierclassen in der hier für die Säugethiere und den Menschen geschilderten Weise. Bei den Elasmobranchiern zeigt die Chorda intervertebrale Verdickungen und vertebrale Einschnürungen (Fig. 374). Bei den Amphibien sind die Intervertebralabschnitte der Chorda durch Verdickungen der Knorpelscheide eingeschnürt, so dass an Längsschnitten durch die Wirbel die Chorda intervertebral verdünnt und vertebral verdickt ist (Fig. 375). Derselbe Zustand wie bei den Amphibien zeigt sich bei den Reptilien und Vögeln; beim Hühnchen werden schon am fünften Tage der Bebrütung vertebrale und intervertebrale Abschnitte deutlich, am siebenten Tage ähnelt bereits der Zustand dem der Am-

phibien, und am zehnten Tage zeigen sich die intervertebralen Einschnürungen im ganzen Verlaufe der Chorda (Fig. 376).

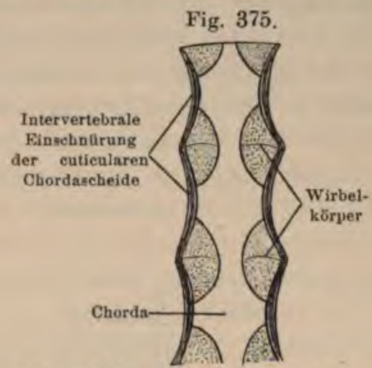
Bei den Säugethieren ist anfangs die Differenzierung der Wirbelsäule in vertebrale und intervertebrale Abschnitte gleich der bei

Fig. 374.



Schematische Darstellung der Wirbelentwicklung bei den Fischen (vertebrale Einschnürung der Chorda), nach *Gegenbaur*.

Fig. 375.



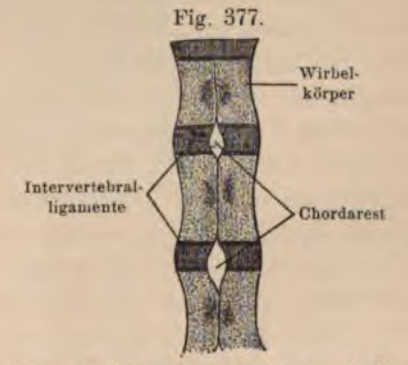
Schematische Darstellung der Entwicklung der Wirbel bei den Amphibien (intervertebrale Einschnürung der Chorda), nach *Gegenbaur*.

Fig. 376.



Schematischer Längsschnitt durch die Anlage der Wirbelsäule eines Vogels, nach *Gegenbaur* (intervertebrale Einschnürung der Chorda).

Fig. 377.



Schematischer Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines Säugethierembryos, nach *Gegenbaur* (vertebrale Einschnürung der Chorda).

Reptilien und Vögeln; die intervertebralen Abschnitte der Knorpelscheide theilen sich aber bei den Reptilien und Vögeln in zwei mit den beiden anstossenden Wirbeln verschmelzende Stücke, während sie sich bei den Säugethieren vollständig in die Intervertebralligamente umwandeln (Fig. 377). Die Chorda schnürt sich zunächst in

der Mitte der Wirbel ein und schwindet hier bald nach der Verknöcherung. Der Rest der Chorda in den Zwischenwirbelscheiden bleibt als Nucleus pulposus erhalten.

Bei den Selachiern wird die Chorda länger als die Wirbelsäule angelegt; die Chordazellen unterliegen bis an das äusserste Ende der Chorda einer hyalinen Metamorphose. Da in späterer Zeit kein freies Chordaende besteht, so muss ein Zurückbleiben der Chorda im Längenwachsthum oder ein verstärktes Wachsthum des Medullarrohres vor sich gehen. Bei den Teleostiern wird gleichfalls die Chorda länger als die Wirbelsäule angelegt; das freie Chordaende stellt durch verzögerte Umbildung der Chordazellen einen transitorischen Chordastab dar, welcher aus protoplasmatischen Chordazellen besteht, deren hyaline Umbildung nachträglich erfolgt. Bei den urodelen Amphibien kommt es auch zur Bildung eines Chordastabes, der später eine knorpelähnliche Beschaffenheit erhält und in seinem Anfangstheile in mehrere Segmente getheilt ist. Bei Vögeln und bei Säugethieren bleibt der Chordastab nur kurze Zeit bestehen und wird dann resorbiert (*V. Schmidt*).

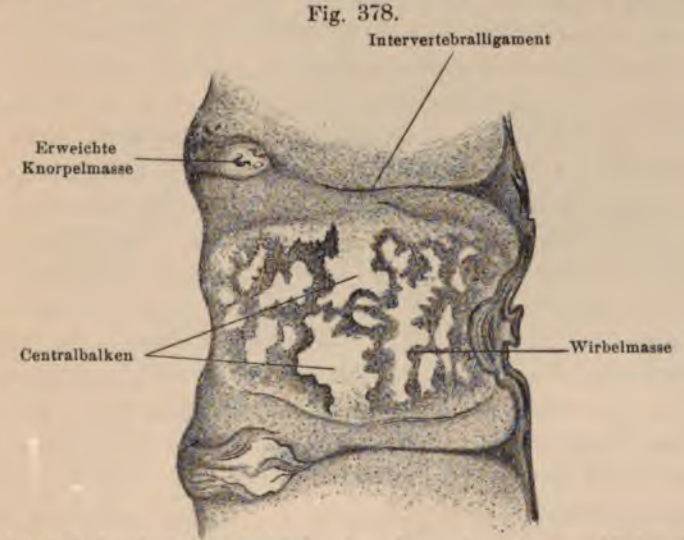
Beim menschlichen Embryo erstreckt sich die Chorda bis in das Steissbein; alle Wirbel bilden sich auf die oben angegebene Art, nur die letzten Steissbeinwirbel, welche keine Bogenstücke haben, zeigen blos eine knorpelige Anlage der Wirbelkörper. Der Atlas (erste Halswirbel) besitzt keinen vollständigen, mit den Bogen vereinigten Körper, sondern man findet die beiden Bögen mit einander vereinigt, ohne dass an ihrer Vereinigungsstelle die Chorda liegen würde. Im Zahn des Epistropheus (zweiter Halswirbel) aber zieht die Chorda nach aufwärts gegen den Schädel (*Heinr. Müller*), so dass der Zahn des Epistropheus als Wirbelkörper für den Atlas anzusehen ist.

Beim Menschen kommt es zur Verknöcherung der Wirbelsäule zu Anfang des dritten Monates. Die Wirbel ossificieren aus drei Ossificationspunkten, einer für den Körper und je einer für jede Bogenhälfte. Die Kalkablagerungen finden sich zu beiden Seiten des Chordarestes und confluieren nach vorn und hinten mit einander Es treten dann durch die Ossification Veränderungen im Wirbelkörper ein, durch welche die Chorda verdrängt wird.

Nach oben reicht die Chorda bis hinter das Infundibulum an der Gehirnbasis; der Kopfbeuge entsprechend zeigt auch die Chorda eine Krümmung, so dass ihr Vorderende etwas nach hinten sieht.

J. Heiberg beschrieb bei seinen in meinem Institute ausgeführten Untersuchungen in der Mitte des Wirbelkörpers des Embryos einen knorpeligen Centralbalken (Fig. 378), der im Centrum des Ossificationskernes von oben nach unten in der Längsachse des Embryos zieht; er besitzt im Intervertebralligamente und im Centrum des Knochenkernes Unterbrechungen; er besteht somit aus Knorpelstücken, welche von einander isoliert sind und unter sich keine Verbindung haben. Wir nehmen an, dass die Entstehung des Centralbalkens auf Eindringen von knorpeligen Elementen aus der Um-

Fig. 378.



Sagittalschnitt durch die Wirbelsäule eines 14 *cm* langen menschlichen Embryos

gebung in die eingeschnürten Stellen der Chorda zurückzuführen ist.

Gleichzeitig mit der Ossification der Wirbelkörper erfolgt die der Bögen, von denen aus auch die Verknöcherung der Gelenks- und Querfortsätze vor sich geht. Die knöchernen Wirbel zeigen noch durch längere Zeit getrennte Bogenstücke.

Der Schwanz des menschlichen Embryos.

Am hinteren Leibesende des menschlichen Embryos findet sich in den ersten Monaten des Embryonallebens ein frei hervorstehender, spitz endigender Anhang, welcher die directe Fortsetzung

der Wirbelsäule ist. Die Vorragung nimmt bei fortschreitender Entwicklung an Grösse ab und bleibt eine Zeit lang als Steisshöcker zurück und schwindet endlich vollständig; jene Stelle, wo die Spitze gegen die überliegende Haut andrängte, ist späterhin oft durch den von *Ecker* beschriebenen Steisshaarwirbel (Vertex coccygeus) gekennzeichnet; zuweilen bleibt aber eine Art Schwanz auch im extrauterinen Leben erhalten.

L. Gerlach beschrieb einen Fall von Schwanzbildung bei einem sonst normal entwickelten menschlichen Embryo aus dem vierten Schwangerschaftsmonat, also aus einer Zeit, da sonst die Schwanzvorragung schon vollständig rückgebildet ist. Die Kopfsteisslänge betrug 7·6 *cm*, die Gesammtlänge 10·8 *cm*, und der aus der Steissgegend frei hervorragende Schwanzfaden mass von der Wurzel bis zur Spitze etwa 17 *mm*, also etwa den sechsten Theil der Länge des Embryos; an seiner dicksten Stelle, nämlich am Abgang vom Körper, betrug sein Breitendurchmesser 2 *mm*. In seinem Inneren liess sich die Chorda dorsalis erkennen und ausserdem waren Muskelbündel nachzuweisen. *Wiedersheim* vergleicht diese Muskelbündel mit dem M. curvator caudae der Thiere, also mit einem echten Schwanzmuskel, und zieht daraus den Schluss, dass in dieser Gegend Theile der Ursegmente und Rückenmark vorhanden gewesen sei. In dem zwischen dem hintersten Steisswirbel und dem proximalen Ende des Schwanzfadens liegenden Verbindungsstrange war bereits die Chorda geschwunden, somit eine regressive Metamorphose angebahnt.

Bezüglich der Zahl der beim Menschen zur definitiven Ausbildung kommenden Caudalwirbel gibt *Steinbach* an, dass der männliche Embryo des Menschen vom Ende des zweiten Fötalmonates an stets fünf Caudalwirbel besitze, wobei Andeutungen beginnender Verschmelzung vorhanden sein können; *Leboucq* fand bei einem 25 *mm* langen Embryo sechs Caudalwirbel. Bei weiblichen Embryonen kommt selbst schon zu Ende des dritten Fötalmonates eine Vierzahl von Caudalwirbeln vor, und *Steinbach* hebt hervor, dass auch in den späteren Monaten das Ende der weiblichen Schwanzwirbelsäule in höherem Grade als das Ende der männlichen Schwanzwirbelsäule ziemlichen Schwankungen unterworfen ist.

Nach *His, Fol* und *Keibel* zeigt sich im Schwanze menschlicher Embryonen von 4—6 *mm* Länge auch ein Schwanzdarm,

welcher an der Cloake bereits abgeschnürt ist und sich noch als ein Hohlgebilde durch die ganze Länge des embryonalen Schwanzes fortsetzt; bald verliert er sein Lumen und bildet sich ganz zurück.

Entwicklung der Rippen und des Brustbeines.

Die Rippen entstehen als Producte der primitiven häutigen Wirbelsäule, also aus denselben Mesenchymgebilden, welche wir als

Fig. 379.



Querschnitt durch die obere Brustbeingegend eines vierwöchentlichen menschlichen Embryos.

Fortsätze der Ursegmente in die Leibeswand beschrieben haben. Sie verknorpeln gleichzeitig mit den Wirbeln (im zweiten Embryonalmonate beim Menschen) und stehen durch eine bindegewebige Masse mit ihnen längere Zeit in inniger Verbindung, ohne dass eine Gelenkshöhle zu beobachten wäre; dieses Bindegewebe stammt aus demselben Substrate, aus dem Wirbel und Rippen hervorgehen. Bei den Amphibien ist die Entstehung der Rippen aus dem Bindegewebe der sogenannten Intermuscularsepten von *Fick* beschrieben und von *Hasse*, *Born* und *Goette* bestätigt worden.

Bei den Amnioten entwickeln sich die Rippen selbständig, und die Vereinigung mit den Querfortsätzen erfolgt später. *Hoffmann*

gibt an, dass die Rippen mit den die Chorda umgebenden primitiven Knorpelgebilden zusammenhängen. Die Verknöcherung der Rippen beginnt beim menschlichen Embryo im zweiten Monate, indem in jeder Rippe ein Knochenkern auftritt.

Mit der Ausbildung der Rippen erfolgt auch die Entwicklung des Sternums, das bei sämmtlichen Amnioten mit Ausnahme der Schlangen und einiger anderer niederer Wirbelthiere vorkommt. Bei den Säugethieren sieht man die Entwicklung des Brustbeines dadurch entstehen, dass die echten Rippen im Bogen ventralwärts ziehen und sich die ventralen knorpeligen Enden der oberen Rippen mit einander vereinigen; auf diese Weise entstehen zwei ventrale knorpelige Streifen, welche durch einen zwischenliegenden bindegewebigen Streifen mit einander vereinigt sind (Fig. 379). Aus diesen beiden paarigen Knorpelstreifen entsteht nach Schwund des bindegewebigen Septums das unpaare Sternum. *Rathke, Parker, Goette, Hoffmann* etc. beschäftigten sich mit der Entwicklung des Sternums und geben übereinstimmend an, dass die Anlage des Sternums paarig ist.

Das knorpelig vorgebildete Brustbein beginnt beim Menschen im sechsten Monate zu verknöchern; die Knochenpunkte stehen im Körper des Brustbeines in drei bis vier Reihen und in wechselnder Zahl; im Manubrium und im Processus ensiformis findet sich meist nur ein einziger Knochenpunkt. Beim reiferen Embryo und im ersten Jahre des Extrauterinlebens verschmelzen die einzelnen Knochenpunkte, so dass einige grössere Knochenstücke entstehen, welche sich in der Richtung von unten nach oben vereinigen, bis sich die einzelnen anfangs gesonderten Stücke mit einander vereinigen, so dass das Sternum dann nur mehr aus drei Theilen besteht.

Entwicklung des Schädels.

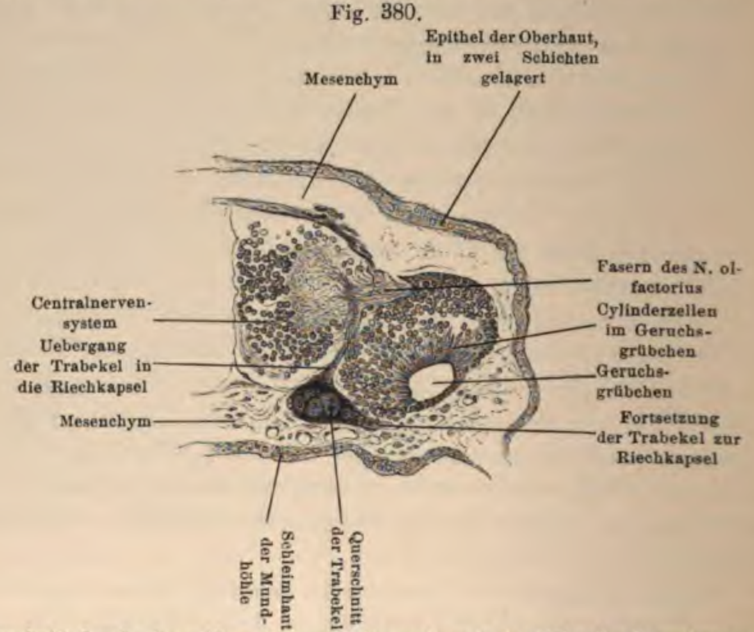
Die Fortsetzung der mesodermalen Elemente gegen das Kopfende bildet eine zusammenhängende Masse in der Umgebung der Gehirnblasen und der einzelnen Sinnesanlagen. Diese Zellen zeigen keine Differenzierungen in den frühen Stadien der Entwicklung, bis sich bindegewebige, knorpelige und knöcherne Elemente aus ihnen bilden. Diese Mesenchymelemente sind schon frühzeitig von Gefässen durchzogen, da zur Zeit des Vorhandenseins der Kiemengefässe auch Gefässe zu finden sind, welche an die Oberfläche der Gehirnblasen ziehen, und sich hier reichlich verzweigen; sie versorgen die zwischen den Gehirnblasen liegenden Gewebe, ziehen mit den bindegewebigen Elementen bei der Bildung der Mantelspalte und bei der Bildung des Plexus chorioideus gegen die Ventrikel hin und dringen durch die Chorioidealspalte sogar in das Innere des Gehirnes ein, wo sie von einer dünnen Epithellage überzogen werden. Der zwischen die Gehirnblasen hineinziehende Theil bildet das Substrat für das Tentorium und für die häutigen Hüllen des Gehirnes.

Der erste Zustand des Schädels ist demnach eine häutige Umhüllung, welche sowohl die Grundlage für die Knochen als auch für die Gehirnhäute und die aus der Oberfläche gegen die Tiefe hineinziehenden, bindegewebigen Fortsätze gibt. Bald darauf treten Veränderungen in diesen Elementen ein, indem sich aus den Mesenchymgebilden Knorpelgewebe bildet und der Schädel theilweise aus Knorpel, theilweise aus weicheren, häutigen Gebilden besteht; dieses Stadium wird als das Knorpelstadium bezeichnet; der häutige Schädel sowohl wie auch der knorpelige Schädel wurden, wie *Kölliker* angibt, von *Jacobson* zuerst als Primordialschädel bezeichnet. Der dauernde Zustand bei den Wirbelthieren ist derjenige, dass sich sowohl aus dem bindegewebigen (häutigen) Schädel als auch aus den knorpeligen Anlagen des Schädels später der

knöcherne Schädel entwickelt. Während dieser Vorgänge bilden sich gleichzeitig die Kiemenbögen derart um, dass in ihnen Knorpelbögen auftreten, welche gleichfalls bei der Bildung des Schädels eine Rolle spielen, deren ursprüngliche Knorpelgebilde bei einigen Thieren, besonders bei den höheren Typen, durch umfangreiche Knochenbildung ergänzt oder gänzlich verdrängt werden.

Das Primordialcranium der Embryonen verschiedener Thiere wird nach *Gegenbaur* in eine vertebrale und evertebrale Region eingetheilt, wofür *Kölliker* die Bezeichnung chordal und prächordal eingeführt hat. Zu Beginn der Schädelbildung finden sich knorpelige Streifen an beiden Seiten der Basis des Grosshirnes, welche sich im Prächondralstadium als Zellengruppen isolieren, auf dem Querschnitte in nahezu dreieckiger Form angeordnet erscheinen (Fig. 380) und an der Basis des Gehirnes durch bindegewebige Elemente mit einander vereinigt sind. Diese Zellenanhäufungen werden bald zu einem homogenen Knorpel umgestaltet; man bezeichnet sie mit *Rathke* als Schädelbalken (Trabeculae) oder mit *Stricker* als Schienen; sie geben die Anlage

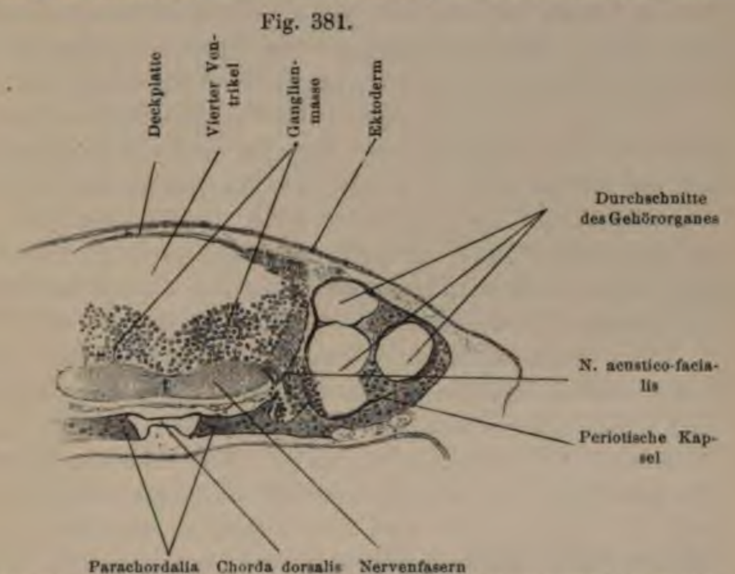
Fig. 380.



Querschnitt durch einen 10 *mm* langen Tritonembryo in der Höhe des Geruchsorganes.

der Schädelknochen im Bereiche des Vorderhirnes und des Zwischenhirnes; zwischen ihnen breitet sich eine bindegewebige weichere Platte aus, auf der das Gehirn aufliegt (Verbindungsmembran). Diese Membran an der Gehirnbasis gestattet sowohl den Nervensträngen, welche vom Gehirne gegen die Peripherie austreten, als auch den Gefässen, welche in die Schädelhöhle des Primordialcraniums eintreten, den Durchgang, wobei sie den Gefässen einen bindegewebigen Ueberzug mitgibt. Dadurch, dass sich die Schädel-

Fig. 381.



Querschnitt durch einen 10 *mm* langen Tritonembryo in der Höhe des vierten Ventrikels.

balken vorne und hinten vereinigen, entsteht ein Raum, der nach *Balfour* Pituitalraum genannt wird; er verengert sich immer mehr, bis er nur mehr für die Zirbeldrüse Platz gibt.

Hinter den Schädelbalken liegen zwei unmittelbar neben der Chorda liegende, stärkere, knorpelige Platten, welche als Parachordalia (Fig. 381) bezeichnet werden; sie entsprechen dem Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn und reichen somit am Schädel so weit nach vorne als sich die Chorda dorsalis erstreckt; sie geben die Anlage der Basilarplatte des Schädels, und ihre Ausdehnung stimmt mit der Ausdehnung des Os basi-occipitale des fertigen Schädels überein. Das Umschlossensein der Chorda durch Knorpelbalken bei der Anlage des Schädels ähnelt somit dem Ver-

halten der Anlage der Wirbelkörper; in beiden Fällen bildet sich die Chorda zurück.

Das hintere Ende der Parachordalstücke entspricht den beiden Hinterhauptscondylen, welche mit dem ersten Halswirbel articulieren. Aus ihrer Vereinigung entsteht der Occipitalring zum Durchtritt der Medulla oblongata (Foramen occipitale magnum).

Bei vielen niederen Wirbelthieren entstehen die Parachordalstücke und die Schädelbalken von einander unabhängig, während bei den Vögeln und bei den Säugethieren ihre Anlage gemeinschaftlich erfolgt. Ihre Vereinigung wird durch eine Knorpelleiste gebildet, welche die hintere Sattellehne genannt wird.

Von der Vereinigungsstelle der Schädelbalken an dem vorderen Ende geht ein Auswuchs aus, der bis in die Augenhöhlen reicht und die Intraorbitalplatte der Knochenfische, Eidechsen und Vögel bildet, auf der der Stirntheil des Gehirnes aufruht. Die aus der knorpeligen Platte (Ethmoidalplatte), welche durch die Vereinigung der Schädelbalken gebildet werden, seitlich hervorgehenden knorpeligen Theile bilden die Seitenwandungen für das Gehirn.

Bei jenen niederen Wirbelthieren, welche ein knorpeliges Skelet besitzen, entsteht aus dieser ursprünglich knorpeligen Anlage eine knorpelige dickwandige Kapsel, welche als knorpeliges Primordialcranium bezeichnet wird und in dieser Gestalt erhalten bleibt; bei den Cyclostomen und Elasmobranchiern treten noch Hautknochen dazu und überlagern den Knorpel; bei den höheren Wirbelthieren verknöchert der Schädelknorpel selbst.

Neben diesen Knorpelanlagen finden sich noch Knorpelkapseln für die Sinnesorgane; die Knorpelkapsel des Labyrinthes steht, wie bei Tritonen zu sehen ist, mit den Parachordalstücken schon von ihrer Anlage an im Zusammenhang (Fig. 381) und verschmilzt später mit den Seitenwänden des Schädels; die Kapsel um das Auge erscheint bei vielen niederen Wirbelthieren knorpelig oder knöchern, bei den höheren aber wird sie zu einer bindegewebigen Membran (Sclerotica) umgestaltet. Die Kapsel um das Riechorgan hängt bei den Elasmobranchiern und Amphibien mit den Schädelbalken zusammen (Fig. 380).

Verknöcherung des Schädels.

Am Primordialcranium spricht sich eine Segmentierung nur in dem Auftreten mehrerer Muskelabschnitte und in der Anordnung

der Hirnnerven aus. Dieser Zustand ist auch noch im knorpeligen Schädel erhalten und lässt sich auch im knöchernen Schädel noch nachweisen. Die Lehren über die Wirbel des Schädels, welche von *Oken* und *Goethe* aufgestellt wurden (Wirbeltheorie des Schädels), dass das Schädelskelet sich in ähnlicher Weise wie die Wirbelsäule aus Wirbeln zusammensetze, finden in der Entwicklungsgeschichte keine volle Bestätigung. Bei den Wirbeln gehen die Wirbelkörper und die Wirbelbögen aus Knorpel hervor; derjenige Theil des Kopfwirbels nun, welcher dem Körper entsprechen sollte, ist wohl knorpelig angelegt, die Schädeldeckenabschnitte aber, welche den Bögen der Wirbel an die Seite gestellt wurden, entwickeln sich aus einer bindegewebigen Grundlage.

Als Kopfwirbel nahmen die Anhänger der Wirbeltheorie das Hinterhauptsbein, den hinteren Keilbeinkörper, den vorderen Keilbeinkörper und das Siebbein an.

Der Körper des Hinterhauptsbeines entwickelt sich an der Schädelbasis um die Chorda dorsalis herum und entspricht dem Wirbelkörper; die Gelenksfortsätze und der ursprünglich knorpelig angelegte untere Theil der Hinterhauptschuppe wurden mit dem Wirbelbogen und dem Dornfortsatze verglichen. Nur ein Stück der Schuppe geht nicht aus einem knorpeligen Theile, sondern aus Bindegewebe hervor. Die Entwicklung des Hinterhauptsbeines würde demnach zum grössten Theile thatsächlich der Entwicklung eines Wirbels entsprechen.

Der Körper des zweiten Kopfwirbels sollte vom hinteren Keilbeinkörper gebildet werden; die grossen Flügel des Keilbeines und die beiden Scheitelbeine bilden den Bogen dieses Kopfwirbels; auch dieser Wirbelbogen bildet gewissermassen einen Ring um das Centralnervensystem.

Der Körper des dritten Wirbels wurde in den vorderen Keilbeinkörper verlegt; die kleinen Keilbeinflügel und das Stirnbein bilden dessen Bogen. Der Wirbelkörper hat hier wieder eine knorpelige Grundlage, während die Bogentheile bindegewebig vorgebildet sind.

Weniger entsprach der Vergleich des Siebbeines und des vorderen knorpelig angelegten Theiles des Primordialcraniums mit einem Wirbel, da dieser Abschnitt mehr einer knorpeligen Grundlage einer Sinneskapsel entspricht.

Durch *Huxley's* Untersuchungen ist dargethan worden, dass weder einzelne Schädelknochen, noch ganze Gruppen derselben den Wirbeln entsprechen, und dass bei der Bildung des knöchernen Schädels eine zweifache Knochenformation auftritt, nämlich knorpelig vorgebildete Knochen (Primordialknochen) und bindegewebig vorgebildete Knochen (Belegknochen oder Deckknochen).

Manche Theile des knorpeligen Primordialcraniums erhalten sich in ihrer knorpeligen Beschaffenheit; an anderen Theilen geht der Knorpel zugrunde.

Bei manchen Fischen bleibt der Knorpelschädel erhalten und wird von den Belegknochen umgeben; bei anderen Fischen verknöchert der Knorpel selbst und wird ausserdem noch von Deckknochen überlagert. Bei den Dipnoern tritt in den seitlichen Theilen der Hinterhauptsregion die Verknöcherung auf; bei den Knochenfischen erfolgt eine ausgedehnte Verknöcherung des knorpeligen Schädels. Das Os basi-occipitale stellt einen einzigen Knochen an dem Boden des Schädels dar; es verknöchert der die Chorda umgebende Theil. Der periotische Knorpel zeigt bei seiner Verknöcherung eine grössere Zahl von Knochen, das Prooticum, das Epioticum und das Opisthoticum; das erste und das dritte hängen mit dem Os exo-occipitale, das zweite mit dem Os supra-occipitale zusammen.

Beim Amphibienschädel findet sich seitlich vom Exoccipitale beiderseits an der Hinterhauptsgegend eine Verknöcherung; in der Supraoccipitalgegend zeigt sich eine Kalkablagerung. Die periotische Kapsel verknöchert von einem prootischen Knochenpunkte aus. Das Knorpelcranium bei den Amphibien lässt sich mit den bereits vorhandenen Verknöcherungspunkten von dem Belegknochen abheben.

Bei den Reptilien sieht man in der Gehörkapsel das Prooticum und das Opisthoticum von einander getrennt; bei den Vögeln und Säugethieren verschmelzen sie zu einem gemeinsamen Knochen, bei den Vögeln allmälig, bei den Säugethieren gleichzeitig.

Wir wollen hier noch ausführlicher den Verknöcherungsprocess des menschlichen Schädels besprechen, wobei wir grossentheils den Zeitangaben von *Kölliker* folgen. Aus dem Primordialknorpel gehen das Hinterhauptsbein, das hintere und vordere Keilbein, das Siebbein und die Muscheln, die Pars petrosa und Pars mastoidea des Felsenbeines hervor.

Zu Anfang des dritten Monates beginnt die Verknöcherung des Hinterhauptsbeines, an dem fünf Knochenpunkte erscheinen. Zu dieser Zeit erfolgt die Bildung eines Belegknochens aus Bindegewebe (Os interparietale) in der Umgebung der Occipitalfontanelle. Ein Knochenpunkt findet sich im Basilartheile, je ein Knochenpunkt in den Gelenksfortsätzen und zwei Knochenpunkte im Schuppentheile des Hinterhauptsbeines. In der Höhe der Protuberantia occipitalis externa ist die Vereinigungsstelle noch beim Neugeborenen zu sehen.

Unter allmäligem Schwunde des Knorpels breitet sich die Verknöcherung aus; die einzelnen Knochenstücke sind noch beim Neugeborenen durch Knorpelreste getrennt. Erst im postembryonalen Leben vereinigen sich die einzelnen Stücke zu einem einzigen Knochen; nach *Kölliker* ist die Vereinigung erst im fünften bis sechsten Lebensjahre vollendet.

Das Os sphenoidale posterius verknöchert beim Menschen im dritten Monate der Embryonalentwicklung. Anfangs zeigen sich in der Gegend der Sella turcica zwei mit einander zusammenfliessende Knochenkerne; zwei Knochenkerne treten in der Gegend des Sulcus caroticus auf, und zwei Knochenkerne beiderseits in dem grossen Keilbeinflügel, aus dem auch die Lamina externa des Processus pterygoideus hervorgeht; die innere Lamelle des Flügelfortsatzes ist nicht knorpelig vorgebildet. In späteren Entwicklungsperioden vereinigen sich die beiden Lamellen des Processus pterygoideus mit dem Körper des hinteren Keilbeines, das sich mit dem vorderen Keilbein vereinigt. Die Sattellehne bleibt längere Zeit knorpelig. Zwischen dem Keilbein und dem Hinterhauptsbein besteht eine Synchondrose, indem sich die knorpelige Sattellehne bis zur Synchondrosis sphenooccipitalis hinzieht. Diese Synchondrose verschwindet erst im postembryonalen Leben.

Das vordere Keilbein beginnt ebenfalls im dritten Monate der Embryonalentwicklung des Menschen zu verknöchern. In den kleinen Keilbeinflügeln treten zwei Knochenkerne auf und im Körper ebenfalls zwei Knochenkerne, welche mit einander verschmelzen; noch vor der Geburt erfolgt die Vereinigung des vorderen und des hinteren Keilbeines; der zwischen beiden liegende Knorpel schwindet nach *R. Virchow* erst nach der Geburt; er steht in Verbindung mit dem Rostrum sphenoidale, das mit der Nasenscheide-

wand zusammenhängt. Die Synchondrosis intersphenoidalis erhält sich nach der Geburt noch durch mehrere Jahre.

Das Siebbein ist ein Primordialknochen, der sammt den Nasenmuscheln aus der Knorpelkapsel des Geruchsorganes hervorgeht; die Verknöcherung, welche in der Mitte des Embryonallebens erfolgt, beginnt in der Lamina papyracea; ein Theil des Labyrinthes verknöchert erst nach der Geburt.

In der knorpeligen Ohrkapsel entstehen mehrere Ossificationspunkte, aus denen das Felsenbein mit dem Warzenfortsatze hervorgeht, welche anfangs vom übrigen Schläfenbein getrennt sind. Paukentheil und der Anulus tympanicus legen sich als Belegknochen an. Der Anulus tympanicus liefert bei seiner im dritten Monate beginnenden Vergrösserung den knöchernen Theil des äusseren Gehörganges.

Die Deckknochen beginnen beim menschlichen Embryo etwa im dritten Monate zu verknöchern. Zu ihnen gehören die inneren Lamellen der Flügelfortsätze und ein Theil der Hinterhauptsschuppe, welcher der hinteren Fontanelle naheliegt, die beiden Scheitelbeine, das paarig angelegte Stirnbein, die beiden Nasenbeine, die Thränenbeine, die Pars squamosa des Schläfenbeines, der Anulus tympanicus, das Pflugscharbein, die Gaumenbeine, die Jochbeine und der Intermaxillarknochen. Sie entwickeln sich in der Weise, dass ursprünglich von isolierten Knochenpunkten aus neue Knochenbalken entstehen, welche sich immer in grösserem Umfange ausdehnen; die Neubildung der Knochenmasse erfolgt wie bei den Primordialknochen durch Osteoblastenbildung.

Am Stirnbein, das im Embryo paarig angelegt ist, treten in der siebenten Woche zwei Knochenpunkte auf. Die Scheitelbeine beginnen von einem in der Gegend des späteren Scheitelbeinhöckers liegenden Knochenpunkte, der etwa in der siebenten Woche auftritt, zu verknöchern. Die Nasenbeine und Thränenbeine zeigen je einen Knochenpunkt, der in der achten Woche erscheint; gleichzeitig findet man einen Ossificationspunkt im hinteren Theile des Pflugscharbeines, welches zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand je eine Platte bildet, die später unter Schwinden des zwischen ihnen liegenden Knorpels mit einander zu einem unpaarigen Knochen verschmelzen. Im Jochbeine treten zu Beginn des dritten Monates drei Knochenkerne auf, welche sich bald miteinander vereinigen; in den

Gaumenbeinen findet man zu Ende der siebenten Woche einen Knochenkern. Die Zwischenkiefer sind nach *Kölliker* bei zehnwöchentlichen Embryonen noch fast ganz von den Oberkiefern getrennt und verschmelzen mit ihnen bis zu Ende des dritten Monates vollständig.

An den Rändern der Knochen heften sich bindegewebige Membranen an, welche die Knochen mit einander verbinden; sie werden als Fontanellmembranen bezeichnet und erhalten sich wenigstens theilweise bis in das Extrauterinleben hinein. Ihr längeres Erhaltenbleiben erlaubt dem Gehirn ein leichteres Wachsthum; die bindegewebige Verbindung der Schädelknochen kommt auch der Vergrösserung des Schädels zugute.

Der Spheno occipitaltheil des Schädels, welcher der Chorda anliegt, entwickelt sich zuerst; im zweiten Monate ist er schon stark ausgebildet, während der Ethmoidaltheil sehr klein ist; vom zweiten Monate an aber entwickelt sich der vordere Schädeltheil rascher, so dass er im zweiten Abschnitte des Embryonallebens stärker entwickelt ist als der hintere Schädeltheil (*R. Virchow*).

Die genaueren Details bei der Verknöcherung des Schädels sind Gegenstand von Specialarbeiten, die noch in vielfacher Beziehung der Erweiterung bedürfen.

In Folge einer nicht vollständigen Ossification sieht man nicht selten am Schädel menschlicher Neugeborener Ossificationslücken (embryonale Spalten); sie finden sich häufig an der Hinterhauptsschuppe und an den Scheitelbeinen und sind mit Knorpelgewebe ausgefüllt; durch ihren constanten Sitz und ihre symmetrische Anordnung lassen sie sich leicht von traumatischen Fissuren unterscheiden. Zwischen der Sagittalnaht und dem Tuber parietale, manchmal beiderseits, finden sich auch rundliche Ossificationsdefecte, entweder als Lücken oder als papierdünne, durchscheinende Stellen.

Das Kiemenskelet und seine Umformungen.

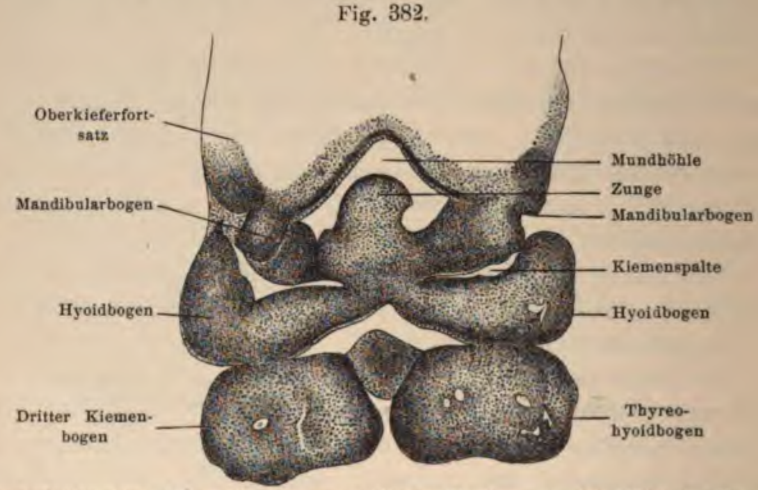
Um die Knochen des Gesichtes und des Mittelohres zu studieren, und um die Bildung des Zungenbeines zu verfolgen, müssen wir auf die Lehre von den Kiemenbögen zurückgreifen. Wir haben bei den höheren Wirbelthieren fünf Kiemenbögen beschrieben, zwischen welchen sich vier Kiemenspalten befinden. Bei den Reptilien, Amphibien und zahlreichen Fischen finden wir schon fünf Kiemen-

spalten; bei einigen Selachiern und dem Amphioxus ist die Zahl derselben höher. Die Zahl der Kiemenbögen nimmt jedenfalls beim Aufsteigen in der Wirbelthierreihe ab.

Mit dem Studium der Kiemenbögen haben sich *Meckel, Reichert, Salensky, Dohrn, Parker, His, Rabl, Kölliker, Born, Piersol, Katschenko, Liessner, De Meuron* u. A. beschäftigt.

Die Kiemenbögen verlieren bei den höheren Wirbelthieren die Kiemennatur und werden zu Bestandtheilen des Gesichtsskeletes; den ersten Bogen bezeichnet man als Mandibularbogen, den

Fig. 382.

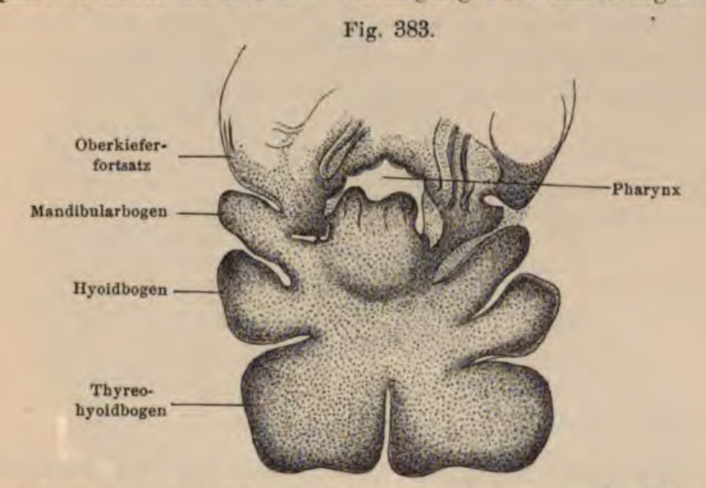


Durchschnitt eines 1·2 *cm* langen menschlichen Embryos in der Höhe der Zungenanlage.

zweiten Bogen als Hyoidbogen und den dritten Bogen als Thyreohyoidbogen (Fig. 382). Die Bögen der beiden Seiten wachsen einander entgegen und vereinigen sich in der Mitte zu den Visceralspangen (Mandibularspange, Hyoidspange, Thyreohyoidspange), welche den Schlund umfassen. Die weiteren Bögen, welche sich nur bei den niederen Wirbelthieren (Perennibranchiaten) erhalten, zerfallen in eine Reihe von Stücken, meist vier an der Zahl; die Stücke sind nach Art von Articulationssegmenten gegen einander beweglich. Diese Knorpelstäbe zeigen sich, wenn wir in der Thierreihe aufsteigen, immer mehr verkümmert, so dass bei den Amnioten mit dem Aufhören der Kiemenathmung nur mehr drei Kiemenbögen übrig bleiben.

Die bleibenden Kiemenbögen bestehen zu Anfang aus weicheren Mesenchymgebilden, welche von ektodermalen Elementen überzogen sind. Die Kiemenbögen zeigen sich anfangs als paarige Streifen zu beiden Seiten der Mundrachenhöhle; innerhalb der weichen Gebilde liegen die schon früher beschriebenen Visceralbogengefässe. Ziemlich früh tritt nach innen von den Gefässen eine Verknorpelung ein; in späteren Stadien treten auch quergestreifte Muskelfasern auf. Auf diese Weise wird aus dem häutigen Kiemenbogen ein Knorpelstab, der von Bindegewebe und musculösen Elementen und Epithel bedeckt ist. Bei der Vereinigung der beiderseitigen Kiemen-

Fig. 383.



Querschnitt eines menschlichen 1·2 *cm* langen Embryos in der Höhe des Vereinigungsgebietes der Kiemenbögen.

bögen tritt eine Einfurchung des Epithels auf. Der Mandibularbogen wird früher knorpelig als der Hyoidbogen.

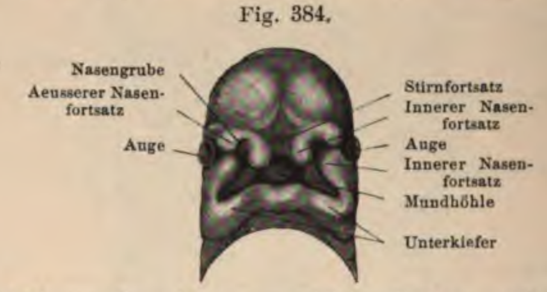
Der Mandibularbogen zerfällt nach der Verknorpelung in ein dorsales Stück (Palatoquadratum) und ein ventrales Stück (Unterkieferfortsatz, Mandibulare); ausserdem sendet er in der Richtung gegen das Auge einen Fortsatz (Fig. 383), der als Oberkieferfortsatz (Processus orbitalis) bezeichnet wird, und dessen Anlage schon vor der Verknorpelung des Mandibularbogens zu sehen ist.

Die Mandibularstücke der ersten Kiemenbögen auf beiden Seiten bilden durch ihre Vereinigung eine Grenze für die das Gesicht formierenden Gebilde. Das Gesicht bildet sich somit aus

zwei paarigen und einem unpaaren Gebilde. Das unpaare Gebilde ist der Stirnfortsatz, der sich an jener Stelle zeigt, wo wir das künftige Os frontale vorfinden; dem Stirnfortsatze gehören der äussere und der innere Nasenfortsatz an, welche die Nasengrübchen begrenzen. Zwischen dem äusseren Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz ist frühzeitig eine Rinne sichtbar, welche in der Richtung vom Auge gegen die Nasenfurche zieht und die erste Anlage des Thränencanales darstellt (Thränenfurche).

Die Mandibular- und die Oberkieferfortsätze der beiden Seiten bilden im Verein mit dem Stirnfortsatze die Begrenzung der Mundhöhle (Fig. 384), in welche hinein die vom inneren und äusseren Nasenfortsatze begrenzten Nasengrübchen (Nasenrinnen) münden. Anfänglich steht die Mundhöhle des Embryos weit geöffnet.

Fig. 384.



Gesicht eines 8 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

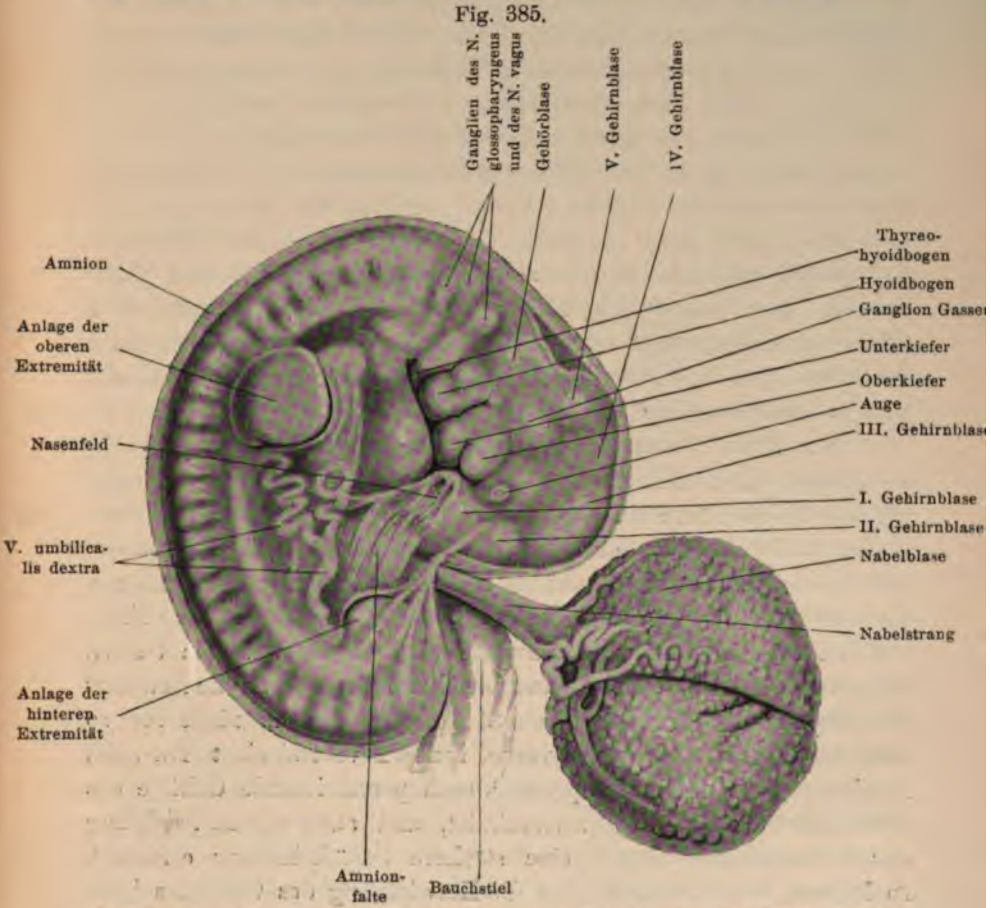
Späterhin verschmilzt der Stirnfortsatz mit den Oberkieferfortsätzen, wodurch eine Wangengegend gebildet wird. Die Oberkieferfortsätze senden je einen horizontalen Ast einander entgegen und bilden so eine äusserlich sichtbare Begrenzung der Nasengrübchen nach unten hin; hiemit ist die Mundhöhle und die Nasenhöhle von einander getrennt.

An der äusseren Begrenzung der Mundhöhle findet sich nunmehr das Substrat der Oberlippe, der Unterlippe, des Oberkiefers, des Unterkiefers und des Zwischenkiefers.

Die Trennung der beiden Nasencanäle von der Mundhöhle ist äusserlich in einer relativ frühen Periode des Embryonallebens vollzogen, während nach innen bis zur 8.—9. Woche des menschlichen Embryonallebens zu die Mund- und Nasenhöhle noch communicieren. Dadurch, dass die horizontalen Aeste der Oberkieferfortsätze in weiterer Ausdehnung mit einander verschmelzen, entsteht eine Platte,

welche im dritten Monate der menschlichen Entwicklung eine deutliche Trennung der Mundhöhle von der Nasenhöhle abgibt; zu dieser Zeit ist das Velum gebildet und das Zäpfchen in seiner Anlage

Fig. 385.



Menschlicher Embryo von etwa vier Wochen, von der rechten Seite her gesehen, nach *His*.

vorhanden; sowohl das Velum als auch das Zäpfchen sind paarig vorgebildet. Bei den als Wolfsrachen und als Hasenscharte bezeichneten Anomalien kommen diese Verschlüsse nicht zu Stande; im ersten Falle ist die Nasenscheidewand gut ausgebildet und ragt in die Mundhöhle hinein, welche von der Nasenhöhle nicht abgeschlossen ist; im letzteren Falle sind zwar Mundhöhle und Nasen-

höhle von einander getrennt, doch besteht eine äussere unvollständige Vereinigung der Weichtheile, welche die Lippen zu bilden haben; beide Anomalien können selbstverständlich auch zusammen vorkommen.

Das Gebiet der Nasenhöhle markiert sich schon bei sehr jungen Embryonen am Vorderkopf als eine schräge Facette (Nasenfeld), welche bei fortschreitender Entwicklung, etwa zur Zeit der Ausbildung einer Nackenkrümmung, muldenartig einsinkt, während sich die Ränder wulstig emporheben (Fig. 385); hiedurch tritt das Nasenfeld aus seiner Umgebung hervor und scheidet sich bald in die *Jacobson*'sche Grube (*Dursy*) und in die Nasengrube. Die Nasengrube liegt als flache Vertiefung unter der Stirnfläche des Kopfes und ist von einem Wall umgeben, der mit dem Walle der an der Wurzel des Nasengebietes liegenden *Jacobson*'schen Grube zusammenhängt. Beim Fortschreiten der Kopfentwicklung rückt das Nasenfeld mehr nach vorne, verlässt den Hirnbereich und tritt in Beziehung zur Bildung der Mundbucht.

Wenn die Gesichtsformation in ihren Hauptzügen angelegt ist so kommt die Mundhöhle zwischen Vorderhirn und Herz an die ventrale Körperfläche zu liegen. Diese Stellung ist bei den Selachiern bleibend. Bei den Amnioten finden wir, dass sich mit Zunahme der Riechgruben und der Mundhöhle bei der Ausbildung der einzelnen Kiemenbögen der Kopf aufrichtet und das Gesicht nach vorne sieht; zur Zeit der Ausbildung der Schnauze wird das Gesicht vom Gehirn nach vorne überragt. Beim Menschen kommt eine so starke Beugung des Kopfes, wie wir sie bei den Säugethieren finden, nicht vor, so dass das Gesicht nicht nach vorne, sondern ventral sieht. Da beim Kaukasier ein Gesichtsvorsprung durch prominierende Gebilde des ersten Kiemenbogens nicht stattfindet, und auch die Entwicklung der Grosshirnhemisphären eine stärkere Schädelbildung erfordert, so können wir annehmen, dass die Entwicklung des Gesichtes beim Menschen auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen bleibt als bei den übrigen Säugern.

Mit der Mundhöhle steht der tubotympanale Raum in Verbindung, dessen Entwicklungsgeschichte lange Zeit unklar war. *Reichert* nahm an, dass die erste Kiemenspalte dem künftigen Mittelohre und der Ohrtrompete entspreche, indem sich ihre innere Abtheilung durch Entwicklung der umliegenden Elemente zu einem Canale (Tuba Eustachii) umgestaltet und dessen Umgebung zur Paukenhöhle

wird. Diese Ansicht erfreute sich früher allgemeiner Anerkennung, da *Bischoff, Rathke* und *Valentin,* wenn auch mit einigen Modificationen, das Gleiche lehrten. Nach *Dursy* wird das hintere Ende der vordersten Kiemenspalte zum Mittelohre. Nach *Kölliker* ist die erste Kiemenspalte bei vierwöchentlichen menschlichen Embryonen vollständig offen; erst in der fünften Woche beginnt sie sich zu schliessen, behält aber noch einige Zeit eine Oeffnung nach aussen; die Verschlussmembran dieser Oeffnung entspricht dem späteren Trommelfell; der vor ihr nach aussen liegende Theil der ersten Kiemenspalte wird zum äusseren Gehörgange, der nach innen liegende Abschnitt zum Mittelohre.

Nach der Anschauung *Kölliker's* würde in einem bestimmten Entwicklungsstadium der tubotympanale Raum mit dem Meatus auditorius externus in Zusammenhang stehen. *Urbantschitsch, Moldenhauer, Katschenko, Hunt* und (unter meiner Leitung) *Gradenigo* haben gegenüber dieser älteren Anschauung eine andere Lehre aufgestellt, nach welcher das Mittelohr nicht aus der ersten Kiemenspalte abstammt, sondern sich lediglich als eine Seitenbucht der gemeinschaftlichen Mund- und Rachenhöhle entwickelt. Ebenso wie die Mundhöhle vom Ektoderm ausgekleidet ist, muss auch die Seitenbucht eine innere Auskleidung des Ektoderms besitzen. Die seitliche Ausbuchtung erscheint an ihrem peripheren Theile bald erweitert, und wir können diesen äusseren, von Ektodermelementen ausgekleideten Theil als Mittelohr betrachten, während die verengte Communication des Mittelohres mit der Mundhöhle die Anlage der Tuba Eustachii darstellt. Nach *Moldenhauer* ist das Mittelohr nicht von Ektodermelementen, sondern von Entodermelementen ausgekleidet, und er hält die seitliche Ausstülpung der Mundrachenhöhle, welche wir mit *Urbantschitsch* als Anlage des Mittelohres annehmen, für eine Ausstülpung eines Theiles der hinteren Vorderdarmwand.

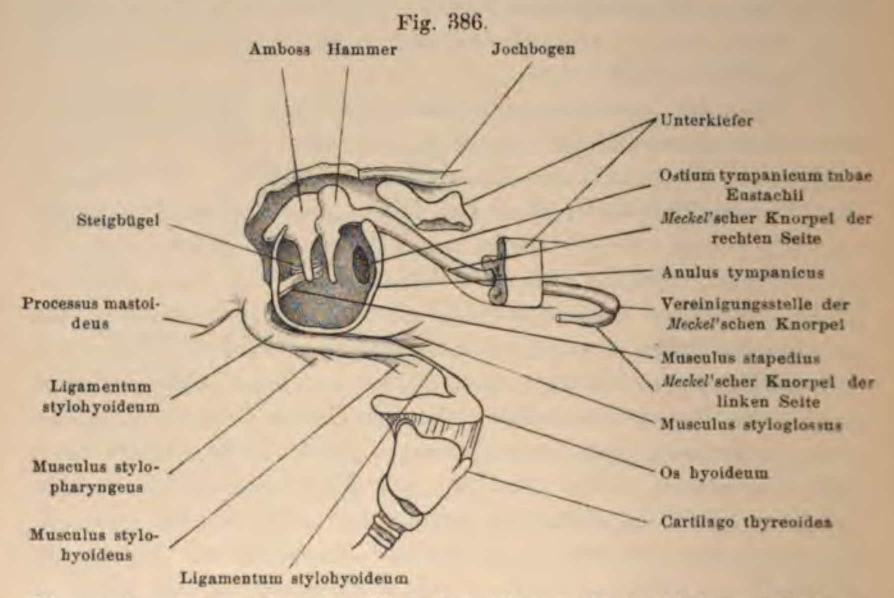
Der Knorpel der Tuba Eustachii zeigt gegen Ende der Embryonalperiode in der Grundsubstanz elastische Fasern eingelagert, welche nach der Geburt an Zahl zunehmen, so dass der Knorpel den Charakter eines Netzknorpels erhält.

Das Mittelohr grenzt an einer Stelle mit Hilfe einiger anliegender Mesodermelemente an das Ektoderm; diese Stelle entspricht der ersten Anlage des Trommelfells, welches gleich vom Anfang an aus drei Zellenlagen besteht; die äussere Zellenlage entspricht

den oberflächlichen Ektodermelementen, die mittlere dem Mesoderm und die innere den aus der Mundhöhle fortgesetzten Ektodermelementen.

Es liegt somit in einem Stadium der Entwicklung das Trommelfell parallel der Oberfläche des Embryos. Dadurch dass sich nun ein Wulst um die Trommelfellanlage bildet, ist der äussere Gehörgang und die Ohrmuschel angelegt; es kommt damit bei den höheren Wirbelthieren das Trommelfell tiefer zu liegen. Die Mesenchymgebilde, welche in diesem Stadium das Trommelfell, den

Fig. 386.



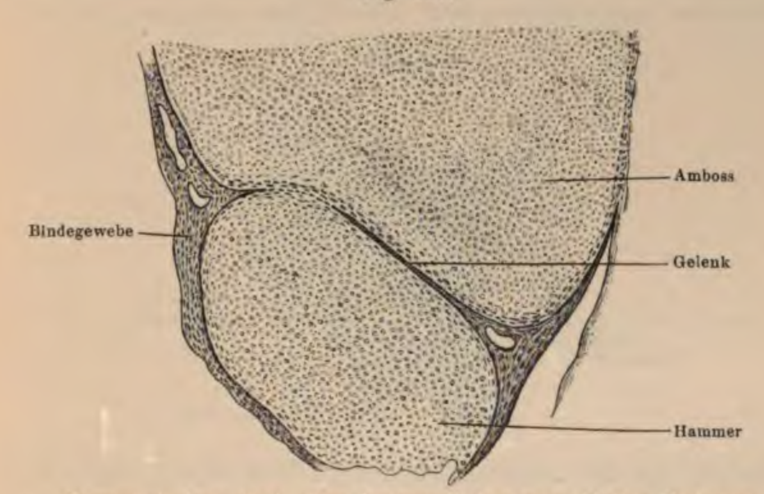
Die aus dem ersten und zweiten Kiemenbogen hervorgehenden Anlagen bei einem menschlichen Embryo, nach *Rauber*.

äusseren Gehörgang und die Ohrmuschel bilden, stellen eine zusammenhängende Masse dar, die bei menschlichen Embryonen in der 3. bis 4. Woche deutlich sichtbar ist und bei Kaninchenembryonen in frühen Stadien (etwa am 13.—15. Tage) zur Beobachtung gelangen kann.

Die Paukenhöhle ist bis zum sechsten Monate mit Schleimgewebe ausgefüllt; dieses Gewebe (Schleimhautpolster) bildet sich allmälig zur Paukenhöhlenschleimhaut um, wobei die Paukenhöhle ein Lumen erhält; nur ausnahmsweise erhält sich das Schleimhautpolster bis in die letzten Monate des Fötallebens (*Hněvkovský*).

Beim Menschen und den höheren Wirbelthieren betheiligen sich drei morphologische Elemente an der Bildung des Gehörknöchelchens; das Mandibulare gibt den Hammer und Amboss, beziehungsweise das Quadratum der niederen Wirbelthiere; der Hyoidbogen gibt den Anulus stapedialis, und die periotische Kapsel gibt die Lamina stapedialis. Schon *Reichert* hat beobachtet, dass sich der proximale Theil des ersten Kiemenbogens zu Hammer und Amboss umgestaltet und der distale Theil zum *Meckel*'schen Knorpel wird (Fig. 386).

Fig. 387.

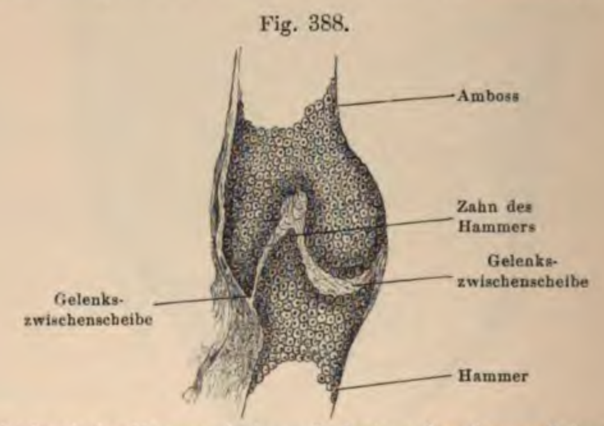


Hammer-Ambossgelenk eines dreimonatlichen menschlichen Embryos.

Zur Zeit des Knorpelstadiums sind Hammer und Amboss mit einander innig verwachsen, später tritt zwischen beiden eine Grenzschichte auf als Anlage des Hammer-Ambossgelenkes; ihre Elemente sind kleiner und färben sich intensiver mit Carmin als die umgebenden Theile. Die Grenzschichte durchgreift aber nicht das ganze Gelenk mit einem Male, sondern man sieht das Hammer-Ambossgelenk während des Knorpelstadiums noch theilweise verwachsen; erst bei allmäliger Ausdehnung der Grenzschichte und Umwandlung ihrer Elemente zu Bindegewebe erfolgt die Bildung des Gelenkes, und auch die Form derselben beginnt sich auszuprägen. Bei dreimonatlichen menschlichen Embryonen sah *Urbantschitsch* Hammer und Amboss vollkommen ausgeprägt, und

an mikroskopischen Schnitten, welche parallel der Längsachse des Hammer-Ambossgelenkes geführt wurden, fand er die gelenkige Verbindung der beiden Gehörknöchelchen noch nicht durchgeführt, sondern es bestand noch eine theilweise knorpelige Verschmelzung derselben (Fig. 387). Diese Verschmelzung betraf die centralen Partien des Gelenkes, während die peripheren Theile der unteren Gelenksfläche, sowie die ganze obere Gelenksfläche bereits deutlich hervortraten. Diese Befunde sprechen wohl gegen die Ansicht, dass die Bildungsmasse, aus welcher Hammer und Amboss hervorgehen, in zwei Abschnitte zerfalle, von denen jeder einem Gehörknöchelchen entsprechen sollte. Die Gelenksverbindung zwischen

Fig. 388.



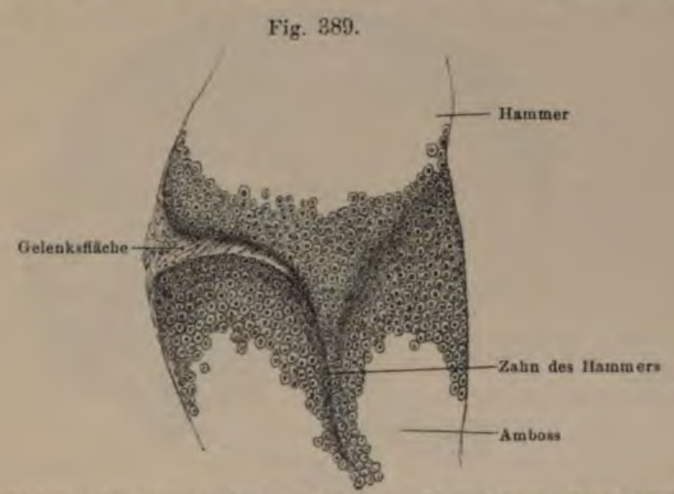
Durchschnitt durch das Hammer-Ambossgelenk eines 6 *cm* langen Schweinsembryos.

Hammer und Amboss zeigt auch besondere Eigenthümlichkeiten, auf welche *Draispul* in einer unter meiner Leitung ausgeführten Arbeit hingewiesen hat.

Das Hammer-Ambossgelenk hat nicht bei allen Thieren eine gleiche Gestaltung. Bei Schweinsembryonen von 6 *cm* Länge bis 34 *cm* Länge kann man den Hammer vom knorpeligen Stadium bis zur Verknöcherung verfolgen. Die Gelenke sind bereits von dem capsulären Bindegewebe umgeben; an jüngeren Embryonen ist die Gelenkshöhle noch von Bindegewebe ausgefüllt; es tritt ein Bindegewebszug auf, der an einem knorpeligen Vorsprunge des Hammers festhaftet und in eine Vertiefung der Gelenkfläche des Amboss hineinragt; die Gelenksfläche des Hammers trägt somit einen Zahn, der in die passende Vertiefung des Amboss ragt (Fig. 388).

Wenn es zur Verknöcherung der Gehörknöchelchen kommt, so wird der Zahn grösser, bleibt an dem Hammer befestigt und wird von dem das Gelenk ausfüllenden Bindegewebe umgeben. Bei der Ausbildung der Gelenkhöhle stellt der Zahn die einzige Verbindung zwischen Hammer und Amboss dar (Fig. 389); endlich trennt er sich vom Hammer und bleibt in der Vertiefung des Amboss zurück. In vielen Fällen zeigt sich aber der Zahn als Verbindungsstück zwischen Hammer und Amboss erhalten, und man sieht manchmal sogar eine dauernde Verwachsung zwischen diesen beiden Gehörknöchelchen,

Fig. 389.



Durchschnitt durch das Hammer-Ambossgelenk eines 34 *cm* langen Schweinsembryos.

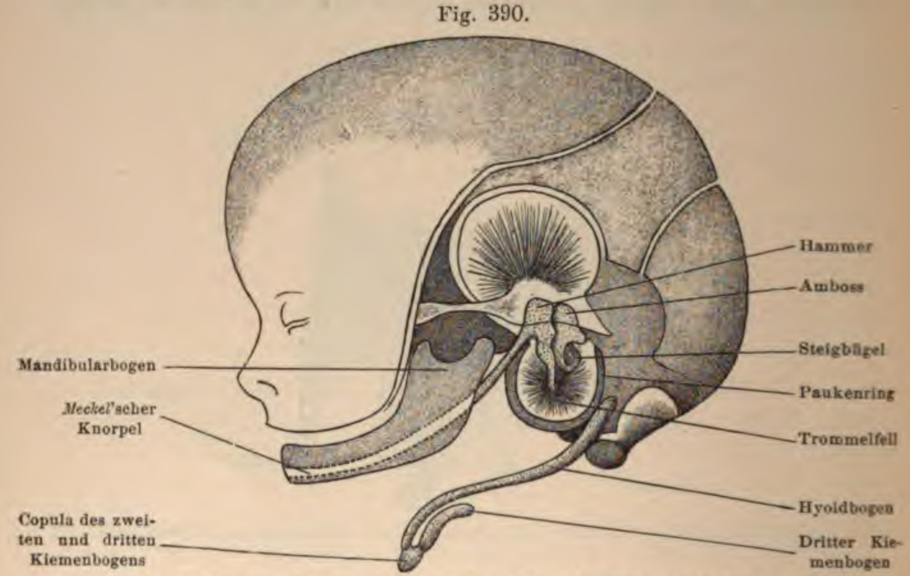
so dass eine Gelenkfläche zwischen ihnen fehlt. Auch bei vielen anderen Thieren sieht man oft die bleibende Verbindung zwischen Hammer und Amboss.

Die embryonalen Vorgänge bringen also bald eine vollständige knöcherne Verbindung und bald eine gelenkige Verbindung zwischen Hammer und Amboss mit sich; zwischen beide Formen fällt jene Gruppe, bei der es durch intraarticuläre Gewebsmassen mit Hilfe der Ausbildung eines Zahnes des Hammers zu einer bleibenden, jedoch nicht verknöchernden totalen oder partiellen Verbindung der beiden Gehörknöchelchen kommt.

Der Hammer bietet schon in der knorpeligen Anlage, wie sie sich beim menschlichen Embryo findet, dieselbe Form wie beim Erwachsenen. Der Hammergriff ist verhältnismässig dick, die ganze

Partie des Knöchelchens ist von embryonalem Bindegewebe umgeben und nur der Griff ragt in die Trommelhöhle hinein; er zeigt über dem knorpeligen Antheile eine dicke Schichte von Bindegewebe, welche vom Epithel überzogen ist. Der Amboss bietet auch im Embryonalleben dieselbe Form, wie beim Erwachsenen; er ist schief nach innen und unten gerichtet; das Ende des langen Ambossschenkels tritt zum distalen Ende des aus dem zweiten Kiemenbogen entstehenden Anulus stapedialis in Beziehung; eine Grenzschichte zwischen

Fig. 390.



Kopf eines viermonatlichen menschlichen Embryos mit freigelegten Gehörknöchelchen, Paukenring, *Meckel*'schem Knorpel und Hyoidbogen. Schematische Zeichnung, nach *Wiedersheim*.

dem Anulus stapedialis und dem Ende des langen Ambossschenkels ist erst in späteren Stadien des Embryonallebens zu beobachten; auch die knorpelige Anlage des *Sylvi*'schen Knöchelchens (Os lenticulare) wird erst beim Auftreten einer Gelenkfläche zwischen Amboss und Steigbügel sichtbar.

Der *Meckel*'sche Knorpel stellt sich als ein Knorpelstab von etwa 0·5 *mm* Durchmesser dar; er zeigt in seiner ganzen Länge eine ziemlich gleiche Dicke, und ist allseits von dichtgefügtem Bindegewebe umschlossen. Das distale Ende vereinigt sich in der Mittellinie mit dem der anderen Seite; so lange sich der knorpelige Unterkiefer

nicht ausgebildet hat, lässt die Vereinigungsstelle eine Raphe erkennen; das proximale Ende geht in den Hammerkörper über (Fig. 390) und entspricht dem medialen Abschnitte des Hammers.

Der Hyoidbogen stellt einen knorpeligen Stab vor, dessen Dicke nicht an allen Stellen gleich ist; er ist bedeutend dünner als der Mandibularbogen. Das proximale Stück gibt den Anulus stapedialis des Steigbügels und setzt sich als *Reichert*'scher Knorpel fort. Jenes Stück des zweiten Kiemenbogens, welches sich in der Nähe des Labyrinths befindet, wird zum Steigbügel umgestaltet, wie aus den klaren Mittheilungen von *Reichert* und *Rathke* hervorgeht. Das lange Knorpelstück des zweiten Kiemenbogens, welches mit der Pars mastoidea verschmilzt, wird zum Processus styloideus umgestaltet. Das vorderste untere Stück, welches von dem Processus styloideus ausgeht, wird zum Ligamentum stylohyoideum; dessen Fortsetzung zieht als Knorpelgebilde zum Zungenbein hin und bildet dessen kleine Hörner. Nach *Reichert* wandelt sich ein proximaler Abschnitt des Hyoidknorpels in den Musculus stapedius um, und der übrig gebliebene Theil gehört als Eminentia pyramidalis der Paukenhöhle an.

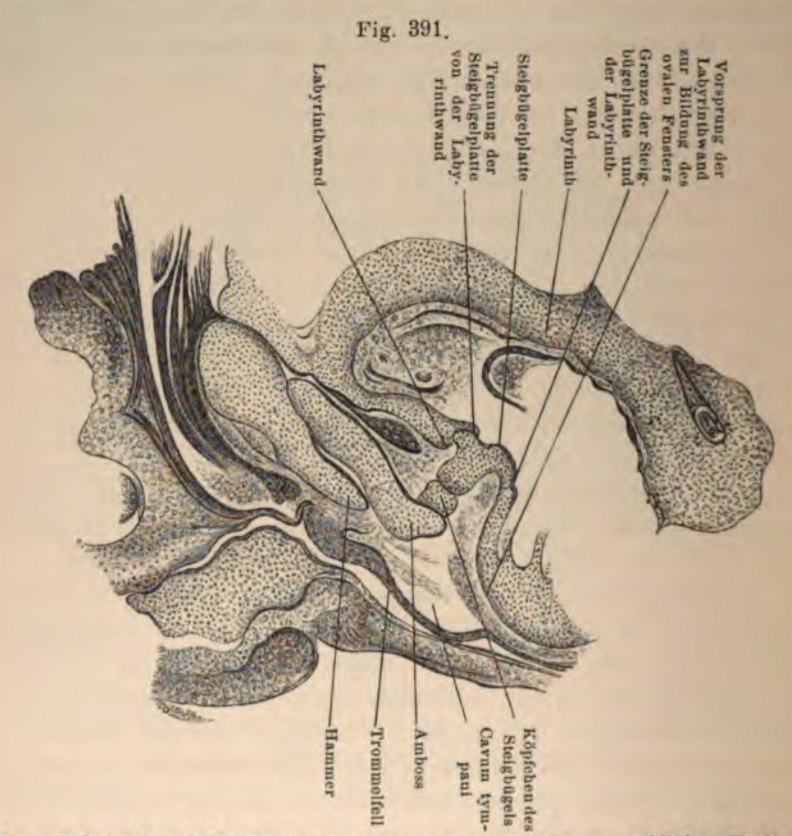
Politzer untersuchte das Verhalten des *Reichert*'schen Knorpels beim Neugeborenen und fand die Existenz eines bis in die Trommelhöhle reichenden oberen Abschnittes des Processus styloideus.

Aeltere Autoren, wie *Valentin* und *Günther*, nahmen den ersten Kiemenbogen für die Entstehung des Steigbügels in Anspruch; nach *Huschke* geht er aus dem ersten und dem zweiten Kiemenbogen hervor; erst *Reichert* erkannte, dass seine Bildungsstätte im zweiten Kiemenbogen zu suchen sei. *Reichert* liess die Steigbügelanlage durch eine lockere Substanz vom Zungenbeinstück des zweiten Bogens getrennt sein, und bezeichnet diese als Musculus stapedius. Durch die Untersuchungen von *Semmer*, *Hunt*, *Parker*, *Gruber*, *Salensky*, *Kölliker*, *Fraser*, *Gradenigo* u. A. ist die Entwicklungsgeschichte des Steigbügels weiter bearbeitet worden; *Parker*, *Gruber* und *Gradenigo* suchten den Steigbügel aus der periotischen Kapsel abzuleiten.

Wir können in Zusammenfassung der verschiedenen Ansichten sagen, dass nach *Hunt* und *Salensky* die Entwicklung des Stapes unabhängig von Kiemenbogen und Labyrinthkapsel erfolge, nach *Huschke* aus dem Kiemenapparat durch Verschmelzung der proximalen Enden des ersten und des zweiten Kiemenbogens, nach

Valentin und *Günther* aus dem ersten Kiemenbogen, nach *Reichert*, *Bruch* und *Semmer* aus dem zweiten Kiemenbogen hervorgeht. *Gruber* hat in meinem Institute den Zusammenhang des Steigbügels mit der Labyrinthwand nachgewiesen (Fig. 391); durch die Lostrennung des Steigbügels von der Labyrinthwand und Bildung des Gelenkes um die

Fig. 391.

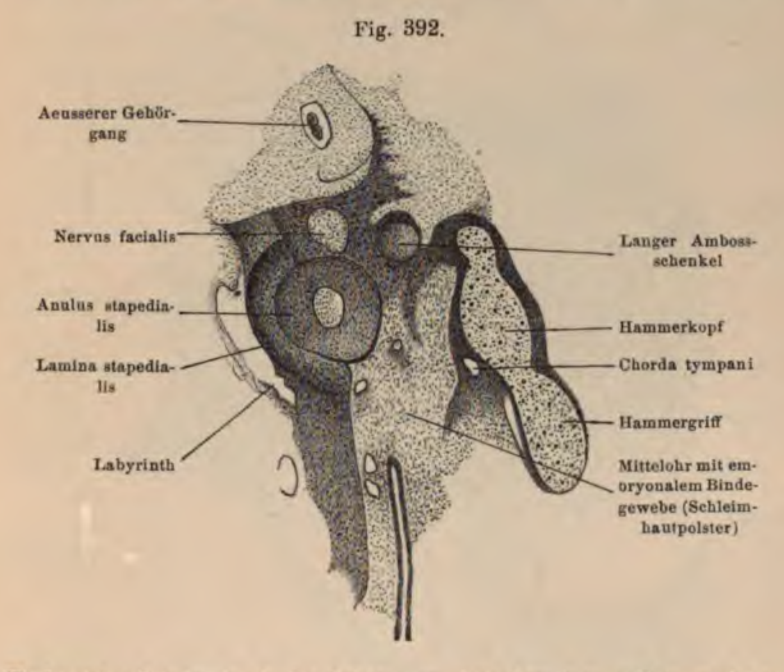


Frontalschnitt durch das Gehörorgan eines zweimonatlichen menschlichen Embryos.

Steigbügelplatte wird das Foramen ovale gebildet, eine Ansicht, welche auch *Parker* vertritt. *Gradenigo* hat unter meiner Leitung bei menschlichen Embryonen und bei höheren Säugethieren die Entwicklung des Steigbügels verfolgt und dabei die Angaben *Gruber's* erweitert; er stellte fest, dass der Steigbügel aus zwei morphologisch verschiedenen Elementen hervorgehe, indem sich aus dem zweiten Kiemenbogen des Anulus stapedialis und aus der Labyrinth-

kapsel die Lamina stapedialis bildet (Fig. 392); beide Gebilde lagern sich aneinander und verschmelzen. Der Anulus stapedialis stellt sich von seinem ersten Auftreten an als ein der Gehörkapsel anliegender und von der Arteria stapedialis durchlöcherter Ring dar (Fig. 393). Die Lamina stapedialis bildet sich aus der knorpeligen Gehörkapsel auf die Weise, dass sich ihre Zellen an jener Stelle, wo der Steigbügelring anliegt, in besonderer Weise anordnen, und

Fig. 392.



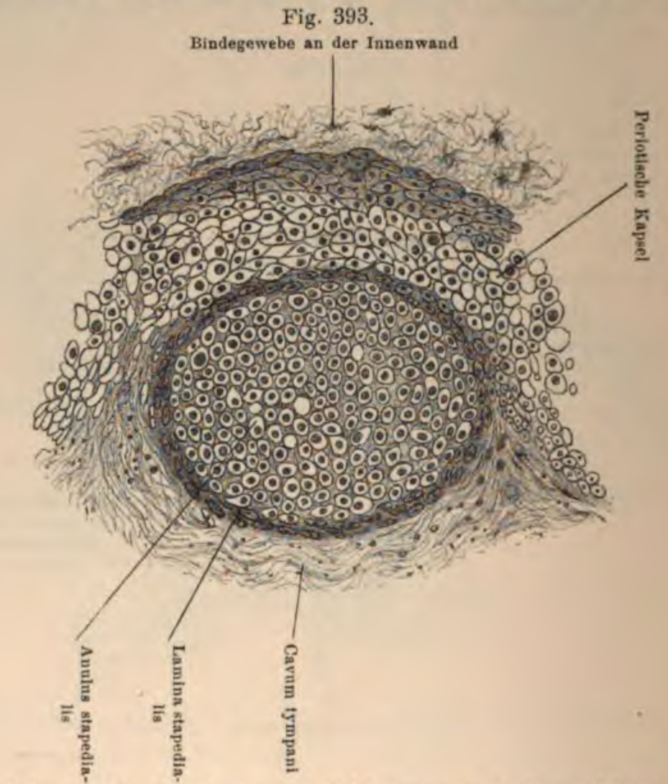
Horizontaler Schnitt durch das Gehörorgan eines 2 *cm* langen Katzenembryos.

dass Bindegewebselemente von der tympanalen Seite aus das so isolierte Knorpelstück umgeben und gegen die Labyrinthwand hinziehen; es entsteht somit ein Ligamentum anulare, welches den Stapes im ovalen Fenster festhält. Anfänglich ist von einer Verbindung des Steigbügels mit den aus dem ersten Kiemenbogen stammenden Gehörknöchelchen nicht die Rede; erst in einem späteren Stadium steigt der lange Ambossschenkel gegen den lateralen Rand des Ringes hinab, und es kommt zu einer bindegewebigen Verbindung zwischen Steigbügel und Amboss (Fig. 394).

Nach *Parker* geht bei den Amphibien und Sauropsiden der ganze Stapes aus der periotischen Kapsel hervor; daraus lässt sich schliessen, dass der Stapes dieser Thiere nur der Lamina stapedialis der Säugethiere entspricht.

Das Gebiet, welches als Mittelohr bezeichnet wird, ist anfangs von Bindegewebe ausgefüllt, bis auf einen kleinen, der

Fig. 393.

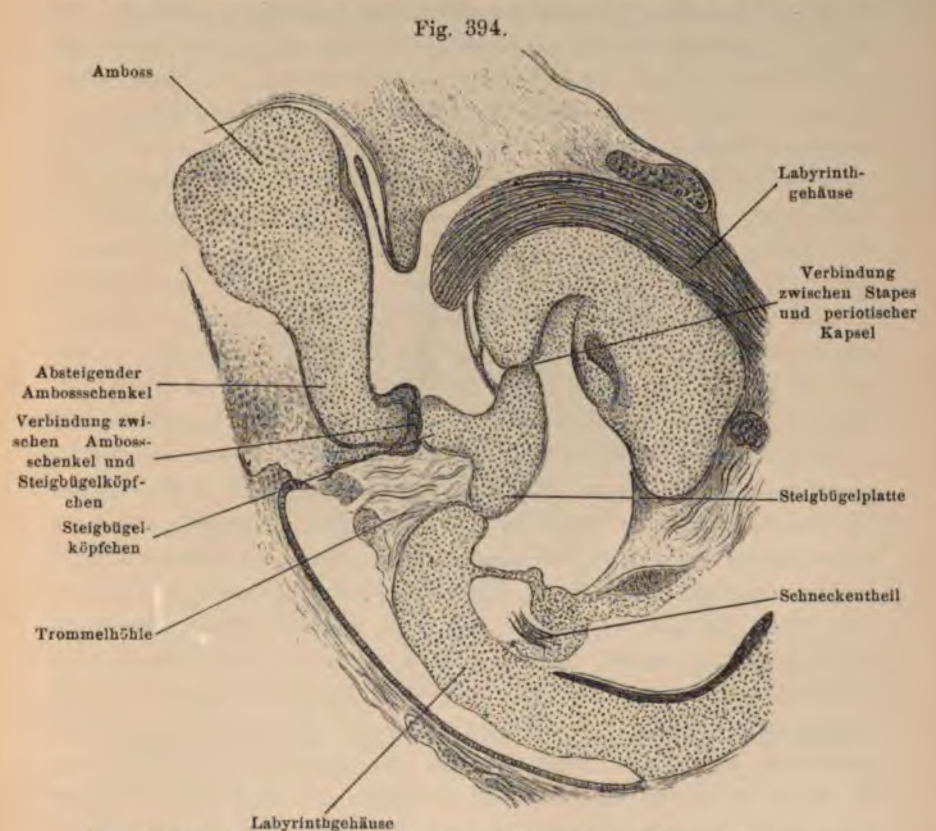


Frontalschnitt durch den Stapes des Gehörorgans von einem 4·5 *cm* langen menschlichen Embryo.

Tubarmündung naheliegenden Abschnitt. Diese Bindegewebsmassen sind oft noch bei neugeborenen Thieren zum Theil erhalten. Durch das Schrumpfen des Bindegewebes und das Consistenterwerden der flüssigen Zwischensubstanz, womit eine dichtere Fügung der embryonalen Elemente einhergeht, wird der Raum des Mittelohres vergrössert, die Bindegewebselemente legen sich an die Wand an und überziehen die Gehörknöchelchen; sie werden von einer Epithellage

bedeckt, deren Zellen sich allmälig abflachen. An der periotischen Kapsel zeigt sich auch an einer bestimmten Stelle ein Schwinden des Knorpels, wodurch die bindegewebigen Elemente des Mittelohres sich dem perichondralen Ueberzuge von Seiten der Labyrinthwand anlegen und mit einander verschmelzen. Es ziehen auch Bindegewebs-

Fig. 394.



Frontalschnitt durch das Mittelohr eines 12·5 *cm* langen Kaninchenembryos.

massen an die innere Oberfläche der Labyrinthwand, so dass ein membranöses Gebilde entsteht, welches die Fenestra rotunda verschliesst und als Membrana tympani secundaria bezeichnet wird; das innere und das äussere Perichondrium der die Fenestra rotunda begrenzenden Labyrinthwand senden weiterhin Bindegewebszüge in die Membrana tympani secundaria hinein, so dass diese mit ihnen zusammenhängt.

Im Anhange an die Beschreibung des Mittelohres ist zu erwähnen, dass bei menschlichen Embryonen von 4·5 *cm* Länge die beiden Muskeln im Mittelohre, der M. tensor tympani und der M. stapedius bereits differenziert sind. Der M. tensor tympani entspringt an einer fast horizontalen, vorspringenden Leiste in der tympanalen Wand der periotischen Kapsel, ungefähr in der Höhe der unteren Hälfte des Ductus cochlearis; seine Anheftungsstelle an der inneren Seite des Hammers erreicht anfangs den knorpeligen Hammer nicht, sondern liegt in dem dichter gefügten Bindegewebe, das den Hammer umgibt. Das Bindegewebe wird an jener Stelle, wo sich der Muskel anheftet, in die Umbildung zur Knochensubstanz einbezogen, wodurch die Sehnenfasern des M. tensor tympani in das Innere des Knochens gelangen. Der M. stapedius nimmt seinen Ursprung von einer an einem Fortsatze der periotischen Kapsel liegenden Rinne, welche auch einen absteigenden Facialisstamm aufnimmt. Die Ansatzstelle des M. stapedius an den Stapes verhält sich in ähnlicher Weise wie die des Spannmuskels an den Hammer, auch hier ziehen die Sehnenfasern an der Insertionsstelle in die Knochensubstanz hinein. Durch die Verknöcherung des bindegewebigen Ueberzuges des Musculus stapedius entsteht nach *Dreyfuss* die Eminentia pyramidalis (vgl. S. 487). Der Steigbügelmuskel erhält seine Nervenfasern vom Facialis, vom Nerven des zweiten Schlundbogens, was dafür spricht, dass die Anlage des Steigbügels, beziehungsweise des Anulus stapedialis, mit dem zweiten Schlundbogen in Zusammenhang steht. Der Spannmuskel wird von Nerven des Trigeminus versorgt, der die aus dem Mandibularbogen hervorgegangenen Gebilde mit Zweigen versieht. Es scheint somit der Stapedius aus jener Muskelgruppe zu stammen, welcher der M. stylohyoideus und der hintere Bauch des M. biventer angehören; der Tensor tympani stammt hingegen von einer anderen Muskelgruppe, welche dem Versorgungsgebiete des Trigeminus zugehört.

Bezüglich der Anlage des Trommelfells ist bereits oben angeführt worden, dass es sowohl gegen den äusseren Gehörgang als gegen den tympanalen Raum hin von ektodermalen Elementen überzogen ist, und dass zwischen beiden Lagen mesodermale Gebilde liegen, welche das Substrat für die Cutisgebilde des Trommelfells und für die bindegewebigen Elemente der Schleimhaut enthalten.

Mit diesen Mesenchymgebilden ziehen auch Gefässäste in das Trommelfell hinein. Nur die Membrana propria des Trommelfells, welche im ausgebildeten Zustande eine Schichte von radiären und circulären Fasern besitzt, tritt erst später auf und zeigt sich zu einer Zeit, wo bereits die Verknöcherung des Anulus tympanicus sichtbar ist.

Nach den Angaben einiger Autoren ist die Membrana propria als ein Stück umgewandelter Cutis zu betrachten, nach anderen aber

Fig. 395.



Durchschnitt durch den Anulus tympanicus eines 18 *cm* langen menschlichen Embryos.

sind die Faserzüge der Membrana propria Fortsetzungen des Periosts, und zwar soll die Radiärfaserschichte aus dem Periost des äusseren Gehörganges und die Circulärfaserschichte aus dem Periost der Paukenhöhle stammen. Da wir das Trommelfell als einen Theil der Wandung der Mundrachenhöhle ansehen, so müssen wir erwarten, dass wir neben den bindegewebigen und epithelialen Elementen auch Knochenelemente in dem Trommelfell finden, entsprechend den Gebilden in der Wandung der Mundrachenhöhle. Wir finden auch wirklich noch vor der Verknöcherung der periotischen Kapsel am

Rande des Trommelfells eine ringförmige Verknöcherungszone, die sich als Deckknochen entwickelt. Das Periost dieses Knochenringes (**Anulus tympanicus**) setzt sich bei menschlichen Embryonen von 4·5 *cm* Länge in das Bindegewebsstratum des Trommelfells fort und bildet sowohl die Ringfaserschichte, als auch die Circulärfaserschicht der Membrana propria; die Faserzüge, die aus dem Periost stammen, färben sich mit den gewöhnlichen Farbstoffen (Carmin) intensiver als die übrigen Bindegewebselemente.

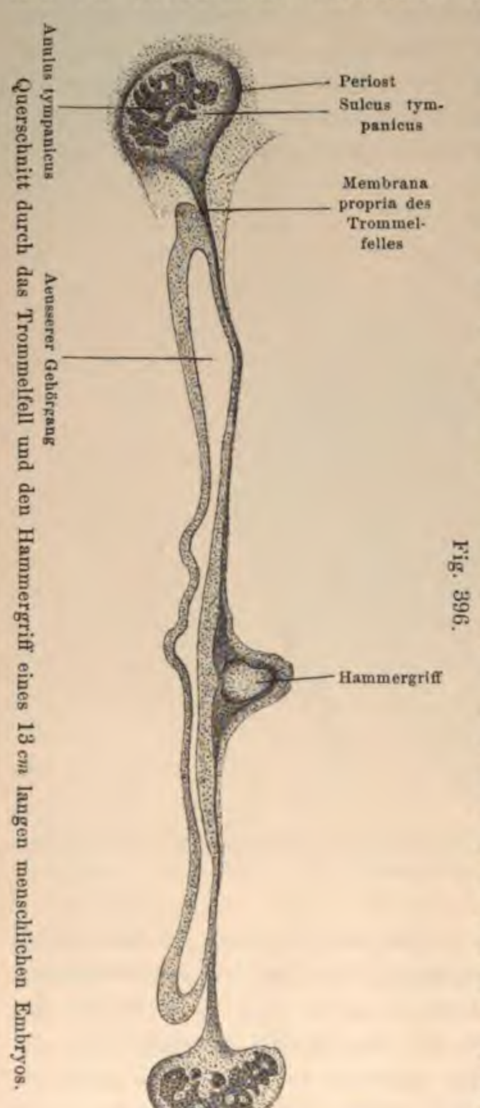


Fig. 396.

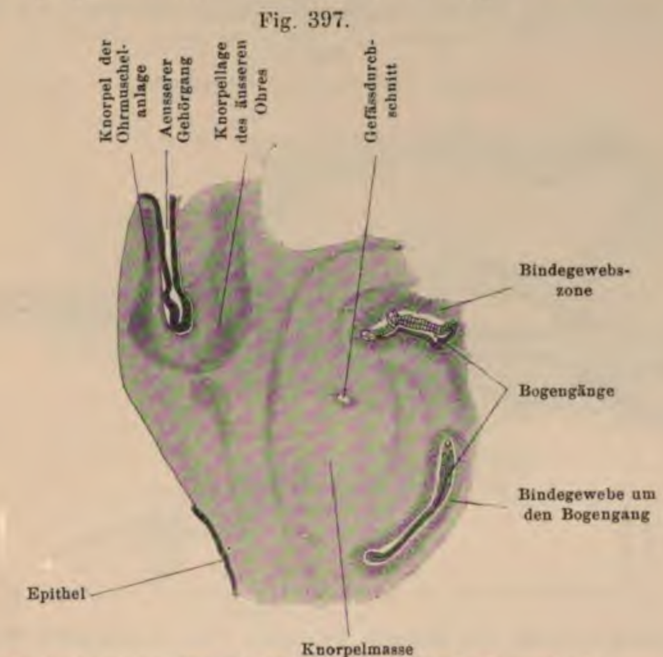
Querschnitt durch das Trommelfell und den Hammergriff eines 13 *cm* langen menschlichen Embryos.

An der dem Trommelfell zugewendeten Fläche des Anulus tympanicus treten grössere, als **Riesenzellen** zu bezeichnende Zellen auf, welche den Osteoklasten entsprechen; an der äusseren Oberfläche des Anulus tympanicus sind Osteoblasten zu sehen; der Anulus tympanicus erscheint demnach als ein sehr zweckmässiges Object zum Studium der **Osteoblasten und Osteoklasten** (Fig. 395).

In der inneren Furche, in der sich die Osteoklasten finden, liegt beim menschlichen Embryo eine bindegewebige verdickte Masse, welche dem bei Erwachsenen auftretenden **Ringwulst** des Trommelfells entspricht; ich habe sie bereits bei menschlichen Embryonen

von 13 *cm* Länge angetroffen (Fig. 396). Bei diesen Embryonen zeigt sich auch deutlich, dass die Membrana propria einen Ueberzug um den Hammergriff liefert. Dadurch tritt das Periost des Hammers mit dem Periost des Anulus tympanicus in Verbindung. So lange der Hammer knorpelig ist, bildet dieser Ueberzug das Perichondrium des Hammergriffes. Ueberdies erhält der Hammergriff noch von Seiten der tympanalen Wandung eine Bedeckung.

Fig. 397.



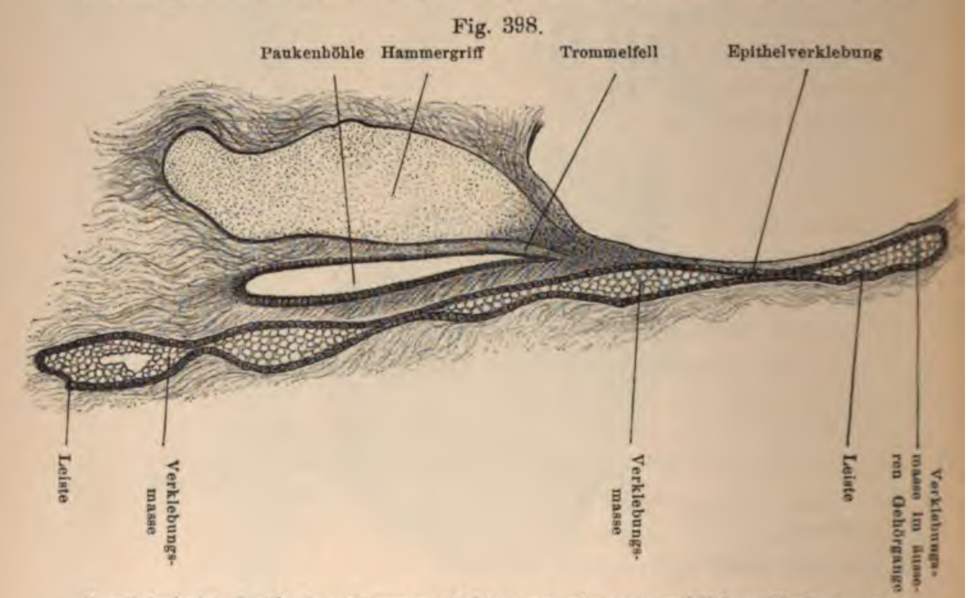
Durchschnitt durch die Gehöranlage eines Schweinsembryos.

An jener Stelle des Trommelfells, welche der Unterbrechung der Circumferenz am oberen Rande des Anulus tympanicus entspricht, fehlen nach Angabe einiger Untersucher die Faserzüge der Membrana propria; man beschreibt diesen Theil als *Shrapnell*'sche Membran (Membrana flaccida); doch habe ich an Embryonen den Ausfall der periostalen Elemente nicht constatieren können, und noch bei Neugeborenen habe ich in diesem Abschnitte einen sich intensiv färbenden Zug von Periostalelementen gefunden. Die Faserzüge gehen von der Incisur des Anulus tympanicus in das Trommelfell ein, und das Gebiet der Membrana flaccida reduciert

sich auf einen schmalen Schlitz in unmittelbarer Nachbarschaft der Incisur.

Bald nach der Anlegung des Trommelfelles bildet sich bei jenen Thieren, welche einen äusseren Gehörgang besitzen, eine seichte Grube, die sich allmälig vertieft und zu einem Rohre umgestaltet; das Rohr hat einen spaltförmigen Querschnitt und erweitert sich nach aussen (Fig. 397). Dieses Rohr ist vom Epithel der allgemeinen Decke ausgekleidet, unter welchem sich die Fort-

Fig. 398.



Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang eines menschlichen Embryos vom Anfange des fünften Monates.

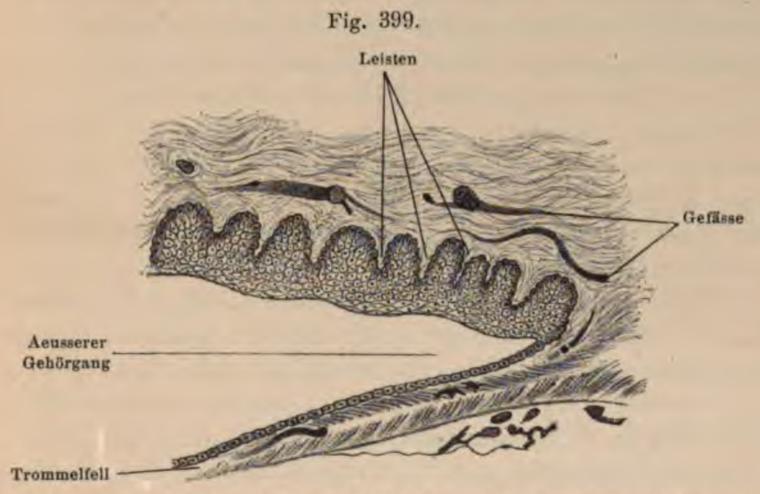
setzung der Cutisgebilde befindet, und der Uebergang der beiden Elemente ist bis in das Trommelfell zu verfolgen. Bei menschlichen, fünf Monate alten Embryonen zeigen Frontalschnitte durch den äusseren Gehörgang (Fig. 398) kleine Erhabenheiten knapp am Rande des Trommelfells, welche circulären Leisten entsprechen, die sich an der Uebergangsstelle des Trommelfells in den äusseren Gehörgang finden; im Alter von sieben Monaten sind die circulären Leisten bereits deutlich ausgebildet (Fig. 399); bei Neugeborenen sieht man zuweilen an den circulären Leisten papilläre Erhabenheiten (*Schenk, Kaufmann*).

Während des fünften Monates treten die Ohrenschmalzdrüsen auf, die sich nach dem Typus der Schweissdrüsen anlegen.

Der Anulus tympanicus breitet sich allmälig in der Umgebung des Gehörganges aus und bleibt vorne und unten bis nach der Geburt erhalten.

Das Lumen des äusseren Gehörganges bei Embryonen und Neugeborenen erscheint zuweilen in seinem ganzen Verlaufe verklebt, worauf bereits frühere Autoren, wie *Baer*, *Rathke*, *Reichert* und *Kölliker* aufmerksam gemacht haben. An Längsschnitten durch den

Fig. 399.



Frontalschnitt durch den äusseren Gehörgang eines siebenmonatlichen menschlichen Embryos.

äusseren Gehörgang kann man erkennen, dass er aus zwei trichterförmigen Räumen besteht, welche sich nach aussen und nach innen erweitern (*Urbantschitsch*); die Wandungen derselben stossen an jener Stelle aneinander, an welcher sich beim Erwachsenen eine Verengung des Lumens befindet. Die Art des Verschlusses der Ohröffnung durch die Ohrmuschel ist bei verschiedenen Thieren verschieden; bei der Maus, dem Pferd, dem Rinde und der Katze schlagen sich die oberen Ränder der Muschel nach unten und gehen eine Verbindung mit den Rändern der unteren Hälfte ein; bei anderen Thieren, wie beim Kaninchen und beim Schwein, rollen sich nur die Ränder des unteren Abschnittes um und verkleben mit einander.

Das äussere Ohr (Ohrmuschel) entwickelt sich anfangs als eine aus Mesenchymelementen bestehende Erhabenheit, welche von Ektoderm überzogen wird und dem hinteren Rande des ersten Kiemenbogens angehört. In der siebenten Woche des menschlichen Embryonallebens ist sie als niedrige Leiste zu sehen. Durch die Krümmung des Kopfes erscheint die Ohrmuschel ebenso wie das Trommelfell im Anfange der Embryonalentwicklung anders gestellt als im späteren Stadium; das Trommelfell liegt anfangs horizontal und parallel der Schädelbasis.

Am Ohrwulste unterscheidet man zwei Abschnitte; der vordere Abschnitt bildet die Ohrmuschel sammt dem *Darwin*'schen Wärzchen am Helix, oder er bildet die Grundlage des klappenförmigen oder spitzen Ohres einiger Säugethiere. Der hintere Abschnitt wird beim Menschen zum Ohrläppchen, während er bei den Säugethieren nur unvollkommen entwickelt ist. Das *Darwin*'sche Wärzchen ist somit als Homologon des spitzen Säugethierohres anzusehen. Nach *Schwalbe* werden bei Vogel- und Reptilienembryonen mehrere Wärzchen beobachtet.

His hat am Ende des ersten Monates als Anlage des äusseren Ohres sechs Höcker beschrieben, die um den äusseren Ohrspalt herumgelagert sind und ineinander übergehen. Aus dem innersten Höcker wird der Tragus, aus den beiden sich daran anschliessenden Höckern wird der bogenförmige Streifen des Helix, aus den weiteren Höckern der Antihelix und Antitragus und aus dem äussersten Höcker die Taenia lobularis; die von den Höckern begrenzte Grube wird zur Fossa angularis. Die Vorgänge der Entwicklung sind beim Menschen ungefähr im vierten Monate abgeschlossen.

Die hintere Fläche der Ohrmuschel pflegt stellenweise mit der gegenüberliegenden Schädelhaut epithelial verklebt zu sein; die verschiedenen Formen, welche man beim Menschen an der Ohrmuschel wahrnimmt, sind die Folge verschiedener Zufälle in der Entwicklung, unter denen die Verklebung mit der benachbarten Schädelhaut eine wesentliche Bedeutung hat.

Der Hohlraum, welcher von der Ohrmuschel umgeben wird, vergrössert sich bei der Ausbildung der Ohrmuschel, die nach Beendigung des Embryonallebens weiteren Formänderungen unterliegt.

* * *

Der dritte Kiemenbogen (Thyreohyoidbogen) bildet bei der Vereinigung mit dem entsprechenden Bogen der anderen Seite die Thyreohyoidspange, welche den Hauptbestandtheil des Zungenbeines abgibt. Die der Vereinigungsstelle benachbarte Partie wird als Copula bezeichnet; aus ihr geht der Zungenbeinkörper hervor (Os basihyale). Die seitlichen Theile der Spange verknorpeln und werden zu den Cornua majora. Das Zungenbein besitzt dementsprechend drei Verknöcherungspunkte. Die Cornua minora stammen, wie oben angeführt, aus dem zweiten Kiemenbogen und haben eigene Verknöcherungspunkte. Die Verschmelzung der grossen Zungenbeinhörner mit dem Zungenbein erfolgt erst in späteren Jahren des Extrauterinlebens, und die kleinen Hörner verschmelzen erst im vorgerückten Lebensalter.

* * *

Bei den aus dem Kiemenbogen hervorgehenden Knochen geht der Verknöcherungsprocess in ähnlicher Weise wie bei dem Schädel vor sich; einige entwickeln sich als Primordialknochen, andere werden zu Deckknochen, und einzelne Theile, wie der *Meckel*'sche Knorpel und die Synchondrose zwischen den beiden Unterkiefern, verschwinden gänzlich im Laufe der Entwicklung.

Hammer und Amboss beginnen im vierten Monate zu verknöchern; ihre Ossification erfolgt vom umgebenden Periost.

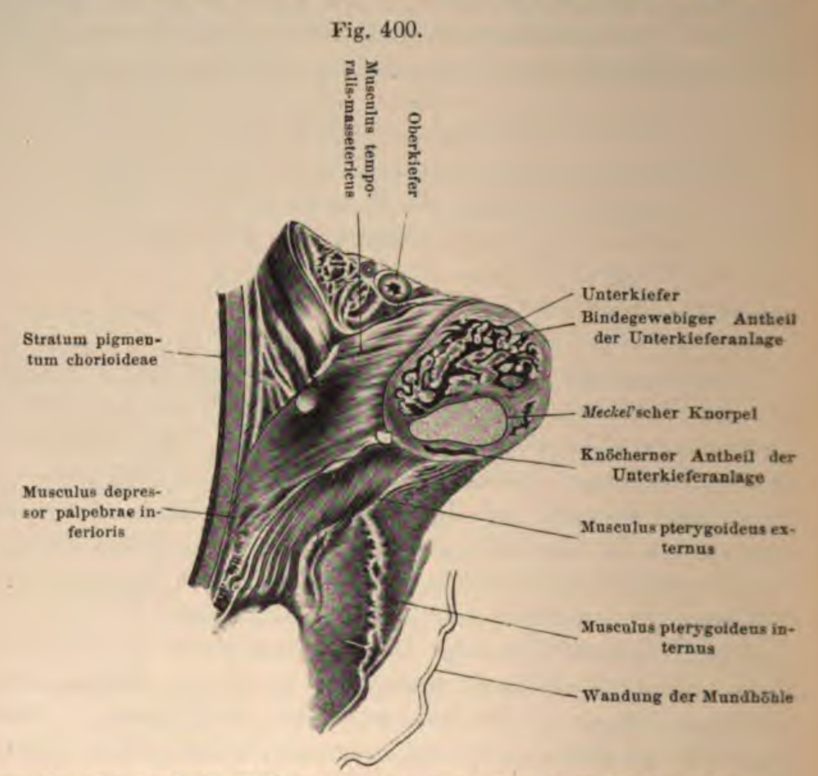
Der Unterkiefer zeigt sich nur am Processus coronoideus und condyloideus knorpelig, in seinem Körper ist er knöchern, anfangs an der Aussenseite des *Meckel*'schen Fortsatzes (Fig. 400) und später, wenn dieser ringsum von Mesenchymelementen umgeben ist, ist streckenweise der *Meckel*'sche Fortsatz ganz von Knochengewebe umgeben, es bildet sich der alveolare Fortsatz in Form einzelner Lamellen, welche eine gewisse Stellung gegen einander annehmen; die Anordnung der Lamellen zeigt eine regelmässige Beziehung zu den in Entwicklung begriffenen Zähnen. Bei einem menschlichen Embryo von 5 *cm* fand ich die Knochenmasse des Unterkiefers gut ausgebildet. Im Gelenktheil des Unterkiefers bildet sich ein besonderer Knochenkern.

Das Kiefergelenk ist beim Menschen und den Säugethieren derart gebildet, dass das Dentale mit der Schädelbasis eine directe

Gelenkverbindung eingeht; da das Palatoquadratum und das Articulare bei Säugethieren dem Hammer und Amboss entsprechen, so ist das Hammer-Ambossgelenk bei ihnen dem primären Kiefergelenk gleichzusetzen (Fig. 401).

Am Ende des zweiten Monates bilden sich das Gaumen-

Fig. 400.



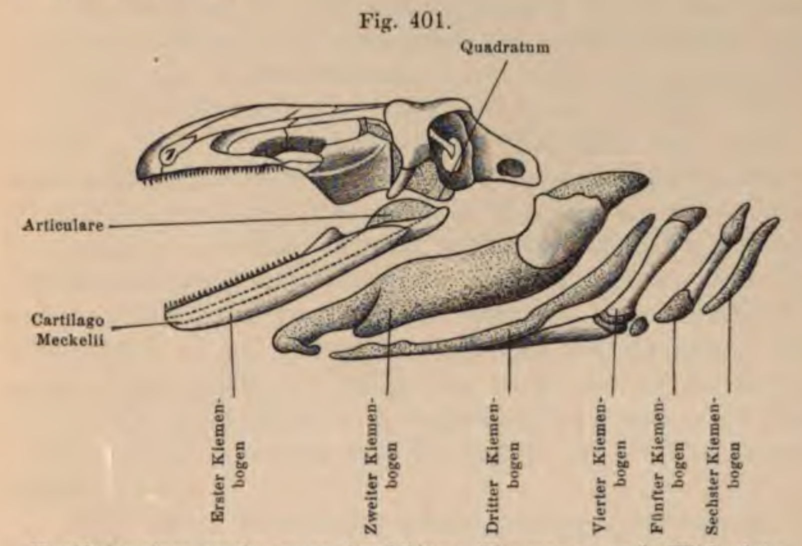
Frontalschnitt durch die Kieferanlage eines zwölf Tage alten Hühnerembryos.

bein und die Flügelbeine, von denen jedes einen eigenen Ossificationspunkt besitzt, als Deckknochen aus dem Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. Der Knochenkern des Gaumenbeines befindet sich an dem Winkel zwischen der Pars horizontalis und der Pars ascendens.

Der Oberkiefer, der gleichfalls als Deckknochen aus dem Processus orbitalis des Mandibularbogens stammt, verknöchert beim Menschen auch am Ende des zweiten Monates und besitzt mehrere

Verknöcherungspunkte; er enthält die vom Schleimhautepithel der Nase überzogene Highmorshöhle. Bei der Verknöcherung des Oberkiefers entwickeln sich ähnlich wie beim Unterkiefer eine Reihe von Lamellen (*Béclard*), welche gleichzeitig an mehreren Punkten auftreten. Die beiden Oberkieferhälften verschmelzen mit einander etwa in der zehnten Woche; die Verknöcherung des Jochbeines beginnt in der achten Woche und ist im vierten Monate abgeschlossen; einige Autoren nehmen einen einzigen Ossificationspunkt, andere aber drei an.

Fig. 401.



Kopfskelet eines geschwänzten Amphibiums (Menopoma), nach *Wiedersheim*.

Die Thränenbeine sind ebenfalls als Deckknochen anzusehen und treten in der achten Woche auf; ihre Verknöcherung erfolgt nach *Kölliker* im dritten Monate, ebenso die der Nasenbeine.

Das Pflugscharbein, das anfangs die Form einer Halbrinne hat, entsteht im dritten Monate; es bilden sich aus einem Knochenkerne zwei Knochenblätter, welche längs der Medianlinie aufsteigen und den unteren Theil der Nasenscheidewand zwischen sich fassen; sie verwachsen erst bei der Pubertät vollständig.

Der Stapes ossificiert viel später als die übrigen Gehörknöchelchen; die Ossification tritt in dem Stücke der Platte zu

gleicher Zeit mit der Verknöcherung der periotischen Kapsel auf, während der Anulus stapedialis früher ossificiert. Beide Theile sind knorpelig vorgebildet und hängen vor der Verknöcherung innig zusammen. Nach *Rathke* geht die Verknöcherung von drei Knochenkernen aus.

Die Verknöcherung des Zungenbeines und der grossen Hörner tritt erst im achten Embryonalmonate auf.

Bildung der Extremitäten.

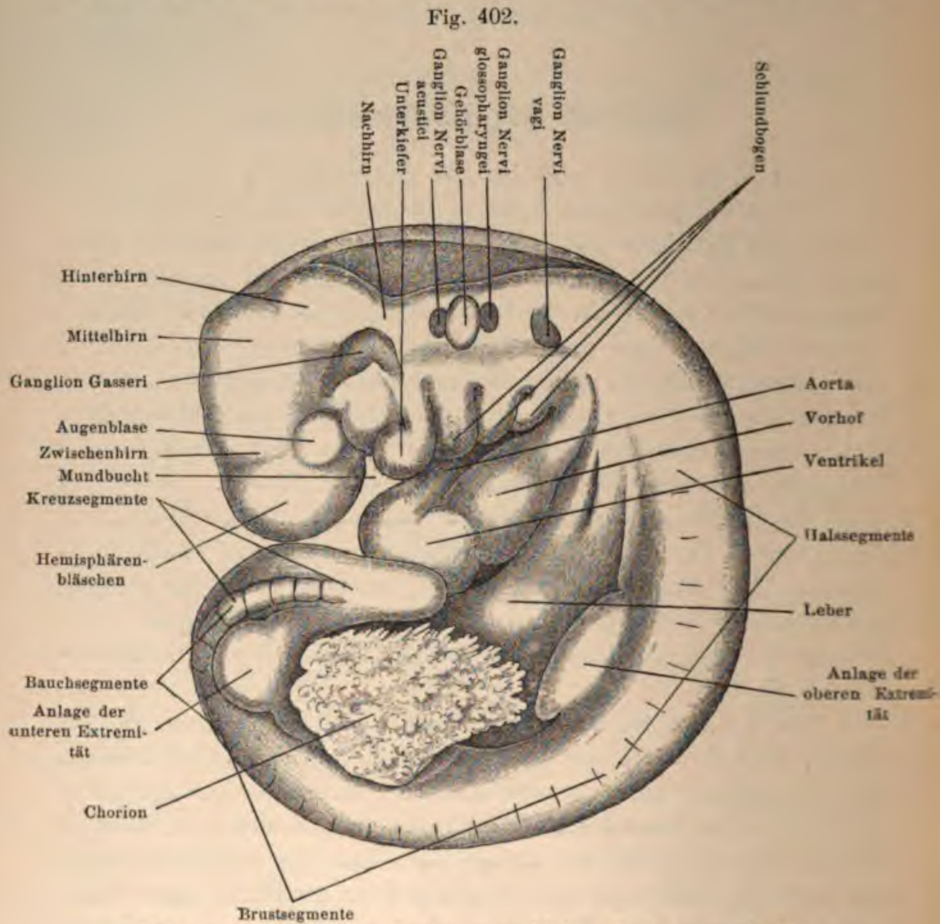
Am Wirbelthiere erscheint die Extremität zu jener Zeit, da die Leibeswand aus mesenchymalen Elementen besteht, welche nach aussen vom Ektoderm und nach innen vom somatischen Blatte überzogen sind. Die Extremitätenanlagen ragen als kleinere Fortsetzungen über das Niveau der Leibeswand hinaus und bilden mit dem Rumpfe nahezu einen rechten Winkel (Fig. 402); man findet in ihnen alle jene Gebilde, welche die Knochenformation und die anderen Bindesubstanzen liefern. Da wir diese Elemente als Abkömmlinge der Ursegmente ansehen, so müssen wir in den Elementen der ersten Extremitäten bereits die Anlage der Muskeln suchen. *Dohrn* hat auch für die Flossen nachgewiesen, dass eine grössere Anzahl von Ursegmenten an der Bildung des Gallertgewebes der Flosse theilnehmen. Die Anzahl der Ursegmente, welche sich an der Bildung der Extremität betheiligen, ist noch nicht sichergestellt. Nach *Minot* nehmen bei den Amnioten fünf Ursegmente an der Extremitätenbildung theil.

Die vordere Extremität erscheint regelmässig früher als die hintere. Das Verhalten der ektodermalen Elemente zeigt sich anfangs sehr verschieden, am äussersten Ende der Extremitätenanlage bildet sich häufig eine Verdickung der Horngebilde, die sich nach aufwärts fortsetzt (Fig. 403). Bei der Anlage der Flosse von Selachiern sehen wir statt der Verdickung eine deutliche Falte des Ektoderms, welche von den mesodermalen Elementen nicht ausgefüllt wird, während bei den Vögeln die Mesodermmasse bis an die verdickte Ektodermschichte reicht. Bei den Säugethieren läuft die Ektodermverdickung nicht spitz aus, sondern erscheint mehr abgeflacht.

Die Nerven der Extremität zeigen sich erst im Verlaufe der Entwicklung, nachdem die Anlage der Extremität bereits vollendet ist, und stammen aus der Fortsetzung der Rückenmarksganglien. Sie ziehen anfangs nur bis zur Hauptmasse der Mesenchymelemente.

Von den Aesten der Gefässe wird der am äussersten Ende der Extremität befindliche Ast als Randgefäss (*Hochstetter*) bezeichnet (Fig. 404); die einzelnen Aeste verzweigen sich mehr oder weniger.

Fig. 402.

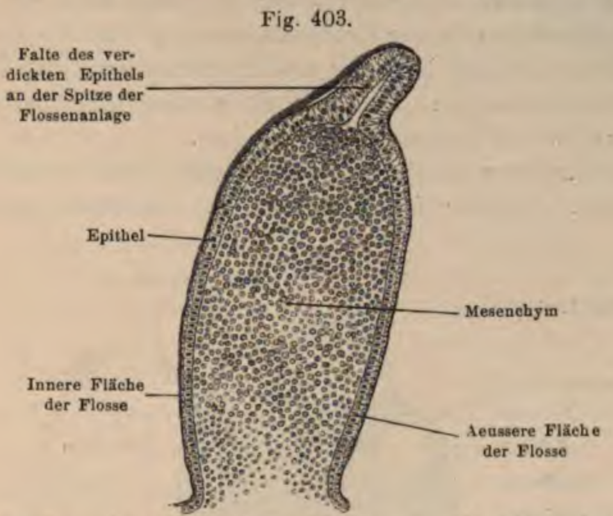


Seitenansicht eines 4 *mm* langen menschlichen Embryos, nach *His*.

Die Extremitäten nehmen in den verschiedenen Zeiten der Entwicklung eine verschiedene Stellung ein; die anfänglich rechtwinkelige Lagerung zu dem Rumpfe geht allmälig verloren, indem die Extremitätenanlagen zwei Biegungen erfahren (Fig. 405) und so eine Stellung resultiert, die als bleibender Zustand bei den Amphibien erhalten bleibt. Die erste Biegung entspricht dem Ellbogen, be-

ziehungsweise dem Knie, und ist ventralwärts gerichtet; die zweite Biegung ist nach auswärts gerichtet und liegt am Carpus, be-

Fig. 403.



Extremitätenanlage eines 1·2 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris (Brustflosse).

Fig. 404.



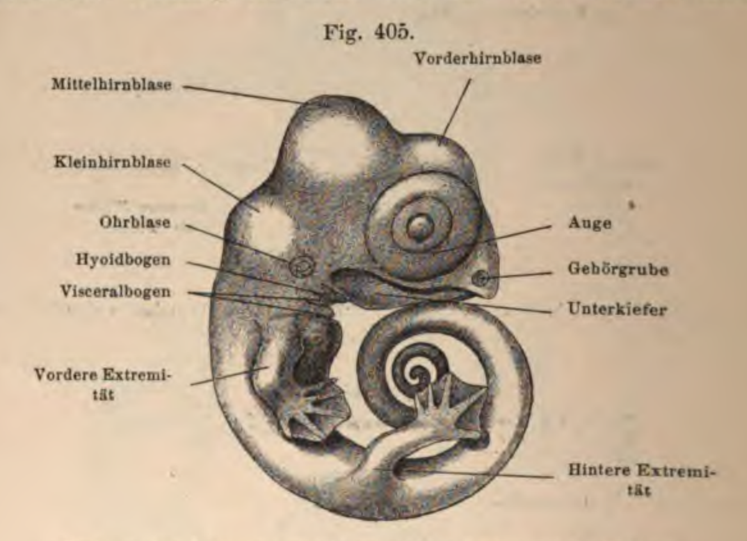
Längsschnitt der Extremitätenanlage eines 1 *cm* langen Kaninchenembryos.

ziehungsweise am Tarsus der Extremität; die ventralen Flächen der Hände und Füsse sehen damit nach abwärts und die ventralen Flächen des Vorderarmes und des Unterschenkels nach innen.

Bei weiterer Entwicklung erfahren die Extremitäten eine Drehung, in Folge welcher die Finger und Zehen mit ihren Spitzen kopfwärts gerichtet sind, und zwar liegt der Daumen und die grosse Zehe median in der Extremitätenachse. Beim Menschen zeigt sich noch eine spirale Drehung des Oberarmes um fast 180°, mit welcher Veränderungen in den Muskeln und Gelenken im Sinne der Pronation und Supination einhergehen.

Die einzelnen Abschnitte der Extremität sind anfänglich nicht differenziert. Allmälig formieren sich die verschiedenen Gewebe,

Fig. 405.



Embryo der Lacerta muralis von 7 *mm* Länge, nach *Balfour*.

so dass auf die häutige Anlage eine knorpelige Anlage folgt, in der die einzelnen Theile von einander gesondert angelegt erscheinen und nur durch bindegewebige Zwischenstreifen mit einander verbunden sind. Im knöchernen Stadium endlich bilden sich sämmtliche Knochen mit Ausnahme des Schlüsselbeines (*Bruch*) als Primordialknochen.

Die Extremitätenknochen vom Schultergürtel oder Beckengürtel bis zu den Phalangen entstehen aber nicht zu gleicher Zeit, sondern es zeigt sich eine gewisse Reihenfolge, indem die dem Rumpfe näher gelegenen Abschnitte früher als die entfernter gelegenen gebildet werden. An den Fingern und Zehen menschlicher

Embryonen von der fünften und sechsten Woche sieht man die erste Phalanx schon knorpelig angelegt, während die beiden anderen Phalangen und besonders die dritte Phalanx noch aus einer Zellenmasse bestehen, die erst den Anfang der Verknorpelung zeigt; die erste Phalanx ist in ihrer Form bereits deutlich zu erkennen, während bei den beiden anderen Phalangen noch keine Formung ausgesprochen ist.

Bei den verschiedenen Thieren ist die Form der Extremitäten verschieden; beim menschlichen Embryo sind sie mehr schaufelförmig und plattgedrückt mit äusseren Einschnürungen.

Der Schultergürtel steht anfangs mit der übrigen Anlage der Extremität in Verbindung; bei den höheren Wirbelthieren erscheint bald ein knorpeliges, dorsoventral liegendes Gebilde, dessen grösseres dorsales Stück zum Schulterblatt und dessen ventrales Stück zum Processus coracoideus wird. Bei einigen Thieren, wie bei den Amphibien, entsteht daneben noch ein selbständiges Gebilde, das Os coracoideum. Der Processus coracoideus erhält im ersten Lebensjahre einen eigenen Verknöcherungspunkt, zu dem während der Pubertät nach *Rambaud* noch zwei Epiphysencentren hinzutreten. Man findet den Processus coracoideus auch beim Menschen bis zum 17. Lebensjahre als einen gewissermassen selbstständigen Knochen, der durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatte verbunden ist. An der Scapula befinden sich am unteren Winkel und an der Cavitas glenoidalis besondere Verknöcherungscentren; beim Neugeborenen sind das Acromion und die Cavitas glenoidalis knorpelig und betheiligen sich als Apophysen am Wachsthum des Knochens. Ein zweiter Theil des Schultergürtels ist die Clavicula, die sich als Belegknochen bildet und deren Verknöcherung in der siebenten Woche des menschlichen Embryonallebens beginnt. *Gegenbaur* hat darauf aufmerksam gemacht, dass die menschliche Clavicula eine centrale Knorpelachse besitzt, was *Goette* auch bei anderen Säugethieren fand. *Balfour* hat in Folge dessen die Verknöcherung der Clavicula nicht der eines dermalen Knochens gleichgestellt, sondern ihr eine Mittelstellung zwischen Primordialknochen und Belegknochen angewiesen; nach *Parker* bleibt das Ende des Schlüsselbeines längere Zeit knorpelig. Das Längenwachsthum der Clavicula erfolgt nach *Gegenbaur* durch die Verknöcherung einer am Rande befindlichen Knorpelsubstanz;

doch soll dieser Knorpel weniger widerstandsfähig und weicher sein als die knorpelige Grundlage der Knochen. *Ruge* beschrieb am menschlichen Embryo einen Suprasternalknochen, der vielleicht einem Episternum entspricht. *Bardeleben* machte darauf aufmerksam, dass ein Theil des Ligamentum episternale einem Episternalknochen zu vergleichen wäre.

Der Oberarmknochen zeigt ziemlich früh im knorpeligen Zustande die Form des bleibenden Knochens. Seine Ossification beginnt in der achten bis neunten Woche; die Apophysen bleiben längere Zeit in grösserer Ausdehnung knorpelig, während die Diaphyse ziemlich rasch verknöchert. Im ersten Jahre des Extrauterinlebens bildet sich ein Knochenkern in der Trochlea und ein Knochenkern in der Eminentia capitata; später tritt noch ein Ossificationspunkt im Kopfe des Humerus hinzu. Die Knochenkerne der beiden Tubercula und der beiden Condylen sind Bildungen des späteren Kindesalters. Die Verwachsung der Epiphysen mit der Diaphyse tritt um die Zeit der Pubertät auf.

Die Unterarmknochen sind gleichfalls selbständige Knorpelanlagen, die im zweiten Monate des menschlichen Embryonallebens zu verknöchern beginnen. Ihre Enden bleiben durch längere Zeit knorpelig. Die Ulna besitzt bereits im Knorpelzustande den Processus coronoideus und der Radius sein Capitulum. Der Radius entwickelt sich aus einem Knochenkern in der Diaphyse und aus zwei Knochenkernen in den Epiphysen; die obere Epiphyse verschmilzt etwa im 18. Lebensjahre, die untere Epiphyse im 20. Jahre mit der Diaphyse. Aehnlich wie der Radius verknöchert auch die Ulna; das carpale Ende zeigt erst im vierten bis fünften Lebensjahre einen Knochenkern; die Verknöcherung geht meist von der Diaphyse aus. Nur am Ende des Olecranons besitzt die Epiphyse einen eigenen Knochenkern.

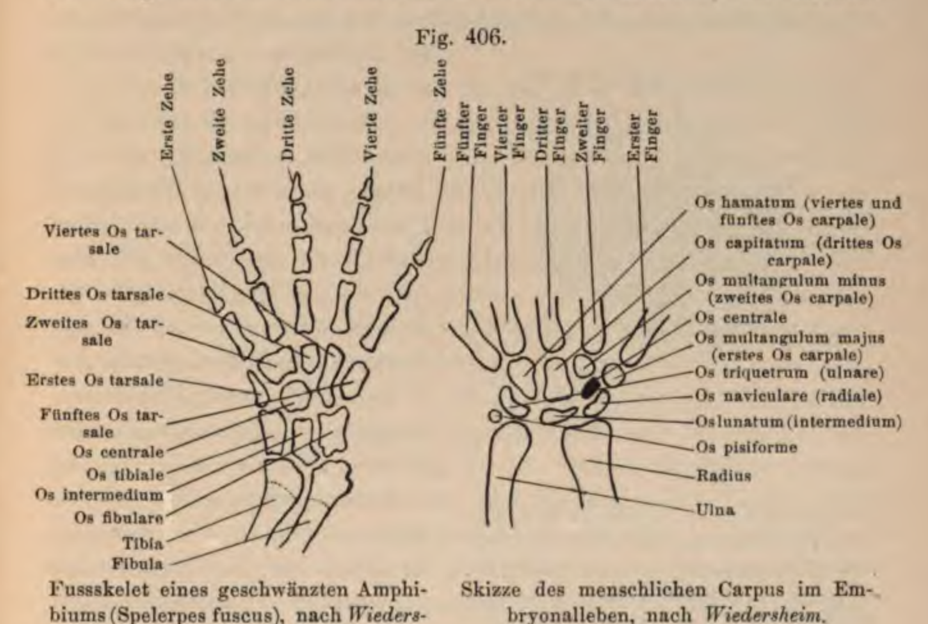
Nach *Wiedersheim* findet beim menschlichen Embryo eine stärkere Entwicklung des Vorderarmes im Verhältnisse zu dem Oberarm statt, in ähnlicher Weise, wie wir es bei den anthropoiden Affen und bei niederen Menschenrassen finden. Diese Erscheinung zeigt sich beim Europäer nur mehr beim Embryo, um während des Kindesalters zu Gunsten des Oberarmes sich zu ändern.

Bei Pferden und bei Wiederkäuern entwickelt sich eine innige Verbindung zwischen Radius und Ulna, so dass sie eine einheitliche

proximale Gelenkfläche und eine distale, in zwei Abschnitte zerfallende Gelenkwalze bilden.

Die Handwurzelknochen sind beim menschlichen Embryo schon frühzeitig angelegt, und es finden sich zwischen ihnen Bindegewebszüge als Reste des nicht knorpelig umgewandelten Mesenchyms. Sämmtliche Theile des Carpus bleiben knorpelig bis zur Geburt; im ersten Lebensjahre erscheint ein Knochenkern im Os capitatum und hierauf im Os hamatum, im dritten

Fig. 406.



Fussskelet eines geschwänzten Amphibiums (Spelerpes fuscus), nach *Wiedersheim*.

Skizze des menschlichen Carpus im Embryonalleben, nach *Wiedersheim*.

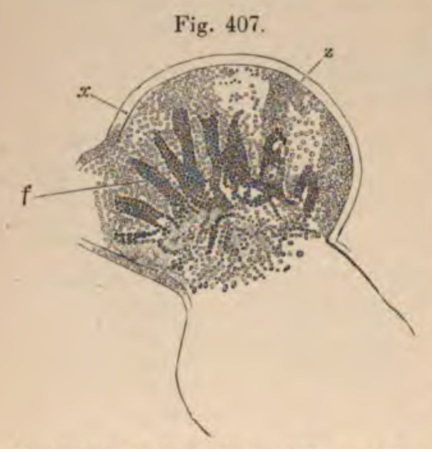
Lebensjahre im Os triquetrum, im fünften Lebensjahre im Os multangulum majus. Im Os naviculare beginnt die Verknöcherung im sechsten bis siebenten Jahre, im Os multangulum minus im siebenten bis achten Lebensjahre, im Os pisiforme erst im zwölften Lebensjahre. Im Os hamatum und im Os capitatum kann nach *Kölliker* die Ossification bereits gegen Ende des Embryonallebens erfolgen.

Nach *Gegenbaur* ist in embryologischer Hinsicht das Os centrale sowohl für das Hand- als auch das Fusswurzelgelenk von ziemlicher Wichtigkeit (Fig. 406); bei den terrestrischen Wirbelthieren fand

Gegenbaur dieses Knöchelchen als ein typisches Gebilde des Carpus, und nach *Rosenberg* findet es sich zu Anfang des zweiten Fötalmonates in constanter Weise vor. *Bardeleben* wies nach, dass das Os centrale in der zweiten Hälfte des dritten Embryonalmonates in das Os naviculare aufgenommen werde und während des ganzen Lebens als eine Prominenz des Kahnbeines erscheint. Bei einigen Affen findet sich das Os centrale noch beim Erwachsenen. Bei den Hufthieren fehlt nach *Bonnet* die Anlage eines Os centrale.

Die Sesambeine entstehen aus einfachen Knochenkernen; bei Raubthieren treten sie erst nach der Geburt auf.

Fig. 407.



Durchschnitt einer Extremität vom Embryo des Menschen zu einer Zeit, wo äusserlich am Rande keine Andeutung der Phalangen zu sehen war, mit neun Anlagen von Phalangen. *x* Ektoderm; *f* Phalangenanlage; *z* Zwischenräume.

Die Metacarpusknochen sind schon in ihrer knorpeligen Anlage in ihrer Formung zu erkennen; bei menschlichen Embryonen, bei denen die Extremitätenanlage noch schaufelförmig war, habe ich in den Mesenchymgebilden der Extremitätenenden eine Differenzierung gesehen, indem eine grössere Menge von Zellen dicht aneinander gelagert und durch lockeres Gewebe in mehrere strahlenartige Ausläufer geordnet war; dieses Bild nöthigt mich anzunehmen, dass eine Mehrzahl von Metacarpalknochen angelegt wird. In einem Falle konnte ich neun Anlagen finden; die seitlichen Anlagen sind immer schwächer als die mittleren. Bei Embryonen, welche in ihrer Entwicklung weiter vorgeschritten sind, finden sich neben den fünf bleibenden Metacarpalknochen noch verdickte Zellenmassen, welche der ursprünglichen Mehranlage entsprechen. Es ist aber nicht mit Bestimmtheit anzugeben, ob nicht alle ursprünglichen Anlagen des Metacarpus gänzlich verschwinden und an ihrer Stelle die bleibenden Metacarpuselemente zur Entstehung kommen; jedenfalls ist in der ersten Anlage der Extremität eine Polydaktylie vorhanden (Fig. 407).

Die Verknöcherung der Diaphysen an den Metacarpalknochen beginnt im achten bis neunten Monate. Die Epiphyse liegt bei den vier inneren Metacarpalknochen am distalen Ende, während sie bei dem Metacarpalknochen des Daumens proximal liegt. Bei einigen Thieren zeigen die Metacarpalknochen stets zwei Epiphysen. Bei der Geburt sind die Köpfchen der zweiten bis fünften Phalange und das hintere Ende der ersten Phalange noch knorpelig und erhalten erst im zweiten Lebensjahre Ossificationskerne. Eine vollständige Verschmelzung der Epiphysen mit der Diaphyse tritt erst im 20. Lebensjahre auf.

Am Rande der Anlage der menschlichen Extremitäten zeigen sich schon in der sechsten Woche seichte Einschnitte; aus den hiedurch gebildeten Segmenten bilden sich die Phalangen als Knorpelzellenmassen, zwischen denen sich bindegewebige Septa befinden. Diese Zellenmassen sind durch eine gefässhaltige Zwischenmembran, gleichsam durch eine Schwimmhaut, vereinigt. Die Einkerbungen greifen allmälig tiefer, die Schwimmhautelemente schwinden, wodurch die bleibenden Phalangen mit den knorpeligen und häutigen Gebilden in die Erscheinung treten.

Die Phalangen beginnen in der Diaphyse zu verknöchern, wie dies beim menschlichen Embryo im dritten Monate zu beobachten ist. Bei den Endphalangen beginnt die Diaphysenverknöcherung am peripheren Ende, so dass sich hier gleichsam der distale Theil der Endphalange aus dem umgebenden Bindegewebe, also nach Art eines Deckknochens, bildet. Die Verknöcherung beginnt mit der ersten Phalange. Im fünften Lebensjahre entstehen an den Phalangen Epiphysenkerne, und die Verschmelzung der Diaphyse mit der Epiphyse erfolgt erst nach der Pubertät.

* * *

Das Becken der Vertebraten legt sich als ein dreistrahliges Gebilde an, dessen Strahlen anfänglich mit einander vereinigt sind; wenn die Anlagen als knorpelige Gebilde erscheinen, findet man die gesammte Beckenanlage vom Femur isoliert und die drei Abschnitte (Os ilei, Os ischii, Os pubis) deutlich ausgebildet (*Bunge, Johnson, Mehnert Petersen*).

Die Anlage des Beckens beim Menschen beginnt etwa im zweiten Monate der Entwicklung; im dritten Monate sind die knorpelig angelegten Theile deutlich zu erkennen. Die Bildung der knorpeligen Beckengrundlage steht nicht mit der Wirbelsäule im Zusammenhange, sondern mit dem Femur, von dem sie sich erst später abtrennen. Die grösseren Nervenstämme und Gefässe, welche durch das Foramen obturatum hindurchziehen, bilden durch ihren Verlauf eine Hemmung für die Verknorpelung dieser Stelle, wie auch sonst die als Foramina nutritia bekannten Oeffnungen durch das Hindurchziehen von Gefässen bedingt werden.

Die drei Abschnitte treffen in der Pfanne zusammen und verschmelzen vollständig erst in der Pubertät; im siebenten Jahre verbinden sich Schambein und Sitzbein mit einander.

Die Symphyse, in welcher die Schambeinknorpel zusammentreffen, erscheint anfangs als ein dünner Streifen, der sich allmälig verbreitert.

Die starke Divergenz der Darmbeine ist beim Fötus des hochentwickelten Menschen nicht zu beobachten, es erinnern vielmehr die Raumverhältnisse des fötalen Beckens an die Verhältnisse bei niederen Menschen und bei Affen.

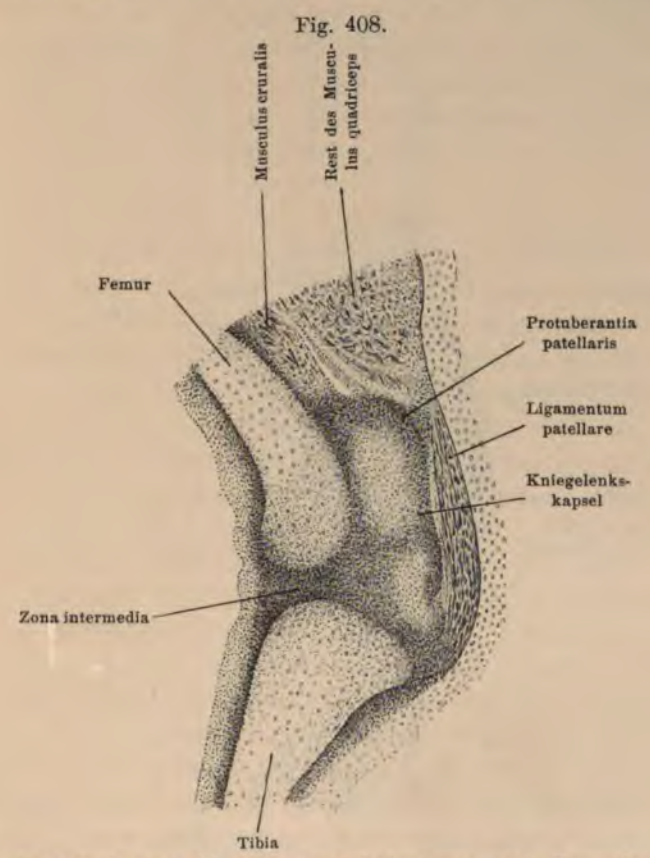
Die sexuelle Differenz des menschlichen Beckens ist im Fötalleben nicht zu beobachten, sie tritt erst im Extraembryonalleben auf; übrigens ist sie nirgends in der Wirbelthierreihe so stark ausgeprägt wie beim Menschen.

Am Ende des dritten Monates beginnt die Verknöcherung der Beckenknochen; der Darmbeinkamm ist noch bei der Geburt knorpelig. Zuerst tritt der Knochenpunkt im Darmbein auf; im fünften Monate entwickelt sich ein Knochenpunkt im Ramus descendens des Sitzbeines und im sechsten und siebenten Monate im Ramus horizontalis des Schambeines.

Der Oberschenkelknochen zeigt sein erstes Verknöcherungscentrum in der Diaphyse am Ende des zweiten Monates. Am Ende der Fötalperiode erscheint ein Knochenkern in der unteren Epiphyse, der etwa 3—5 *mm* im Durchmesser hat und mit solcher Constanz auftritt, dass er als wichtiges diagnostisches Kriterium bei der Bestimmung der Reife eines Kindes verwertet wird. Im dritten Lebensjahre beginnt die Verknöcherung des grossen und im 13. Lebensjahre die des kleinen Trochanters.

Die Kniescheibe legt sich bei menschlichen Embryonen als selbständiges knorpeliges Gebilde im dritten Monate an; sie liegt in der Sehne des M. extensor cruris quadriceps (Fig. 408). Die Patella beginnt erst im dritten Lebensjahre von einem Knochen-

Fig. 408.

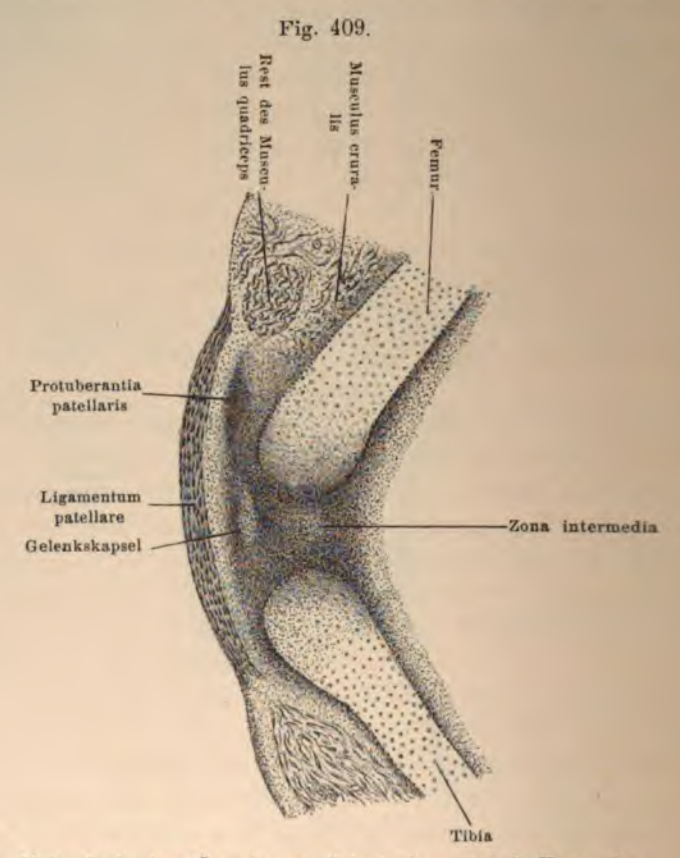


Kniegelenk eines 44 *mm* langen Schafembryos, nach *Kazzander.*

kern aus zu verknöchern, und erst zur Zeit der Pubertät erreicht die Verknöcherung der Patella ihren Abschluss. Ihre erste Anlage hat *Kazzander* bei Hühnerembryonen im vorknorpeligen Stadium in der bindegewebigen Masse gefunden, welche das Gelenk umgibt; sie charakterisiert sich durch eine stärkere Tingierbarkeit; allmälig isoliert sie sich als knorpeliges Gebilde und liegt in der Kapselmasse, von der sie sich durch Gewebsdifferenzierung trennt. Nach

den Untersuchungen, die *Kazzander* an Schaf- und Hühnerembryonen ausführte, liegt die Patella anfänglich dem Oberschenkel an, und es bildet sich eine Gelenksverbindung zwischen beiden, zu einer Zeit aus, da die Patella noch nicht knorpelig differenziert ist (Fig. 409). Die

Fig. 409.



Kniegelenk eines 5 *cm* langen Schafembryos, nach *Kazzander*.

Gelenksverbindung schwindet allmälig und macht einem embryonalen Bindegewebe Platz.

Die Unterschenkelknochen beginnen zu Beginn des dritten Monates zu verknöchern; an den Epiphysen treten die Knochenkerne erst im ersten Lebensjahre auf, und zwar zuerst an der oberen und dann an der unteren Epiphyse; die Verschmelzung der Epiphysen mit der Diaphyse erfolgt erst im 18.—22. Lebensjahre.

Der Knochenkern für das untere Ende des Malleolus internus erscheint im zweiten Lebensjahre. In der Fibula tritt der Knochenkern etwas früher auf als in der Tibia. *Gegenbaur* macht aufmerksam, dass der tibiale Malleolus bis zum siebenten Fötalmonate über den fibularen prävaliert und ihn nach abwärts überragt; im siebenten Fötalmonate sind beide Malleolen von gleicher Höhe, und dann beginnt der fibulare Malleolus eine grössere Höhe zu gewinnen.

Der Unterschenkel zeigt bei verschiedenen Thieren Schwankungen in der Länge und dementsprechend Veränderungen in der Ausbildung.

Die Knochen des Tarsus sind alle als isolierte Stücke knorpelig vorgebildet und hängen sowohl untereinander als mit den benachbarten Gebilden durch bindegewebige Massen zusammen. Vom Os centrale, welches im Tarsus der niederen Wirbelthiere vorhanden ist (Fig. 406 auf S. 509) erscheint beim Menschen nichts mehr erhalten. Im Calcaneus erscheint am Ende des sechsten Fötalmonates ein Knochenkern und am Talus am Ende des siebenten Monates; am Ende des zehnten Monates beginnt die Ossification des Würfelbeines. Im zehnten Lebensjahre verknöchert die Epiphyse des Calcaneus und verschmilzt mit der Tuberosität im 15.—16. Lebensjahre. Der Knochenkern des äusseren Keilbeines tritt im ersten Lebensjahre auf, des inneren Keilbeines im dritten Lebensjahre und des mittleren Keilbeines im vierten Lebensjahre. Das Os naviculare verknöchert im fünften Lebensjahre.

Die Metatarsalknochen und die Phalangen entwickeln sich in ähnlicher Weise wie der Metacarpus und die Phalangen der oberen Extremität, doch in einer etwas rascheren Weise Die Knochenkerne in den Diaphysen der Metatarsusknochen erscheinen in der achten bis neunten Woche. Ihre Epiphysen erscheinen erst im siebenten bis achten Lebensjahre und vereinigen sich im 18.—20. Lebensjahre mit den Diaphysen. Die Knochenkerne der Diaphysen der Phalangen erscheinen erst in der 9. bis 13. Woche und die der Epiphysen der Phalangen im vierten bis achten Lebensjahre.

* * *

Bei der Vergleichung des Brust- und Beckengürtels tritt uns eine mehr oder weniger vollständige Homologie entgegen.

Bei den Knorpelfischen finden wir an beiden nur einen einfachen Streifen, der sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte theilt und durch eine Gelenksverbindung mit der Flosse zusammenhängt; der Brustgürtel kann auch mit der Wirbelsäule in Gelenksverbindung stehen. Zu dem primitiven Knorpel treten am Brustgürtel auch Hautknochen hinzu. Bei den Amphibien und den Amnioten trennt sich nach *Balfour* der Bauchtheil jedes Gürtels in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt; der vordere Abschnitt der knorpeligen Anlage gibt das Os praecoracoideum, beziehungsweise das Os pubicum; aus dem hinteren Abschnitt geht das Os coracoideum, beziehungsweise das Os ischii hervor. Die ventralen Abschnitte des Beckengürtels treten mittelst einer Symphyse zusammen, während sie am Brustgürtel durch das Sternum getrennt sind und nur bei den Amphibien ventral zusammenstossen. Das Sternum hat im Beckengürtel kein Homologon, wenn man nicht die Cartilago praepubica damit in Beziehung bringen will. Der dorsale Theil des Brustgürtels ist im Gegensatz zu dem des Beckengürtels frei, der des Beckengürtels tritt mit der Wirbelsäule in Verbindung.

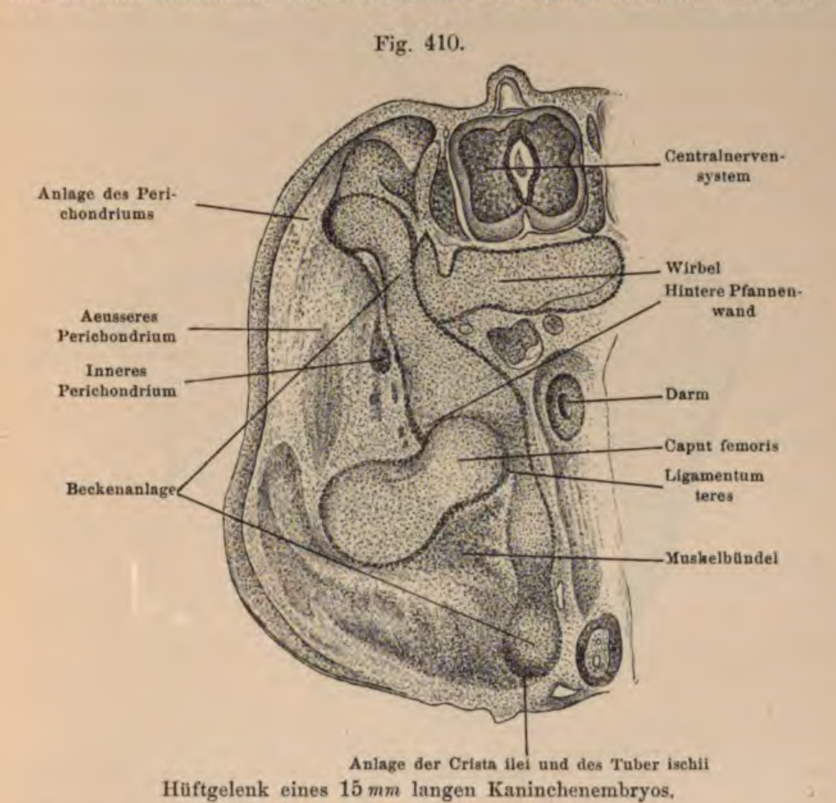
Bezüglich der Clavicula meint *Balfour* in treffender Weise: »Wenn man die Clavicula der höheren Typen von den Hautknochen des Brustgürtels der Fische ableitet, so hat sie kein Homologon im Beckengürtel; ist sie aber, wie *Goette* und *Hoffmann* annehmen, ein Theil des ursprünglichen Knorpelgürtels, so dürfte die gewöhnliche Ansicht betreffs der serialen Homologie der ventralen Abschnitte der beiden Gürtel in den höheren Typen eine gewisse Umgestaltung erfordern.«

Die Bildung der Gelenke.

Wenn aus den Mesenchymgebilden die Knorpelmassen als Anlage der Knochen hervortreten, so bleiben anfangs zwischen ihnen in Form querer Streifen die ursprünglichen Mesenchymgebilde unverändert. Die Elemente verlängern sich bald und zeigen eine faserige Structur, entsprechend der embryonalen Bindegewebsformation. Diese erste Anlage der Gelenke, wie sie von *Henke, Bernays* und *Hepburn* beschrieben wurde, stellt eine einfache Art der Syndesmose vor und besitzt nur eine beschränkte Beweglichkeit (Fig. 410). Dieses zellenreiche Gewebe (Zwischenscheibe) liegt

nicht nur zwischen den Gelenksenden, sondern erstreckt sich auch nach aussen hin und hängt mit den die Knorpelmasse umgebenden Elementen innig zusammen. In diesem Stadium der Entwicklung sind die Formen der Gelenksenden bereits angelegt. Die Elemente der Zwischenscheibe schwinden allmälig, indem sich beim Wachsen der Gelenksoberfläche das Gewebe der Zwischenmasse den Gelenks-

Fig. 410.

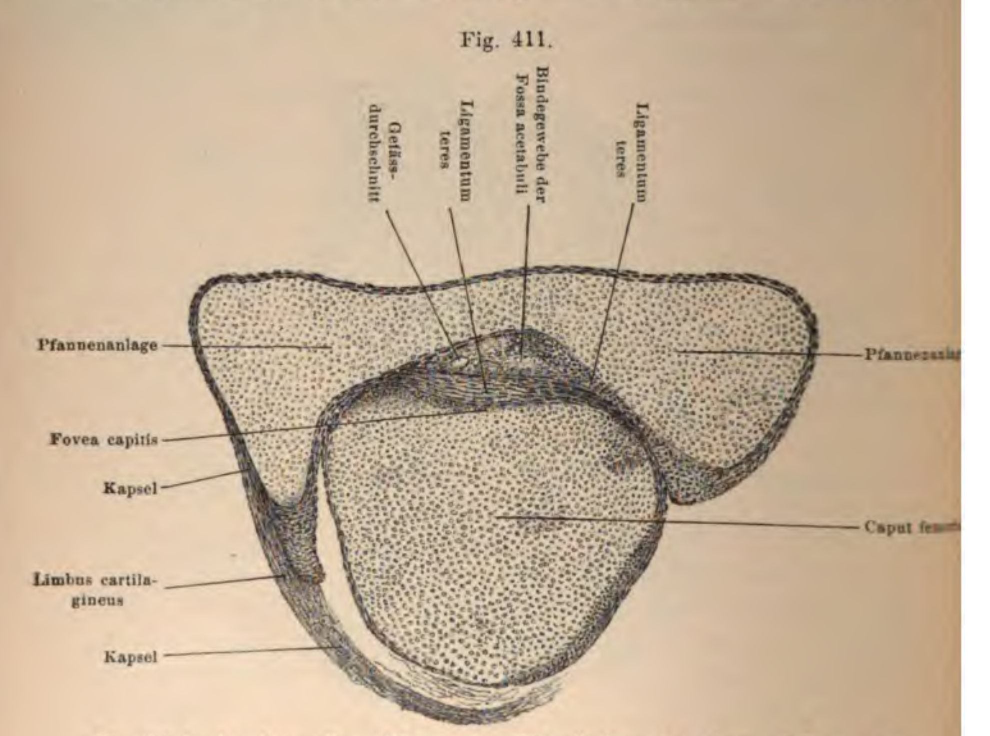


Hüftgelenk eines 15 *mm* langen Kaninchenembryos.

flächen anlagert und zu einem succulenten Gewebe umgestaltet wird (Fig. 411); in ihm entsteht eine Höhle als erste Anlage der Gelenkshöhle. So bilden sich die Gelenke des Embryos zu einer Zeit, da sich beim Embryo noch keine Muskelthätigkeit zeigt. Jenes Stadium, in welchem die Gelenksenden durch die Zwischenscheibe verbunden sind, wird das synarthrodiale Stadium genannt, und jenes Stadium, in welchem eine Gelenkshöhle ausgebildet ist, als diarthrodiales Stadium angeführt.

Die einzelnen Gelenke entwickeln sich distal an den Extremitäten und sind an der oberen Extremität früher entwickelt, als die entsprechenden Gelenke der unteren Extremität. So entsteht das Ellbogengelenk früher als das Kniegelenk. Die Elemente des Mesoderms, welche die Gelenkshöhle umgeben, und die früher mit der Zwischenscheibe im Zusammenhang standen, trennen sich in eine

Fig. 411.



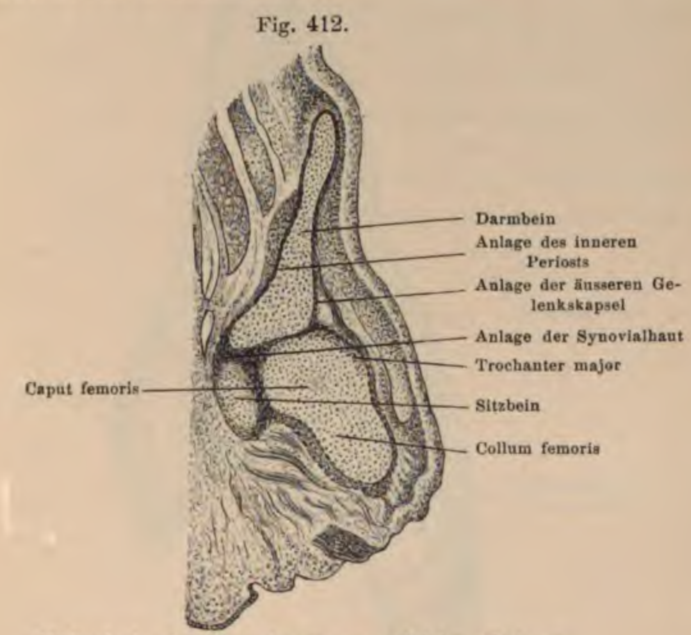
Ein Stück der knorpeligen Pfanne des Hüftgelenkes von einem 2·2 *cm* langen menschlichen Embryo.

äussere, dichter gefügte Lage, aus welcher das Kapselband hervorgeht, und in eine innere, locker gefügte, bindegewebige Schichte, welche zahlreiche Gefässe führt und die Synovialhaut mit ihren Zotten und Falten bildet (Fig. 412). Einige Autoren betrachten die Synovialzotten als unverbrauchte Reste des ursprünglichen Zwischengewebes (*Bonnet*). Treten aber an dem Gelenke äusserlich an der Kapsel Verdickungen als Verstärkungsbänder auf, so sind dies spätere Bildungen, theilweise Verdickungen der Kapsel-

wand und theilweise Abkömmlinge der hinzutretenden Ausläufer von Fascien und Sehnen.

Die Ueberbleibsel der Zwischenscheibe können sich auch zu Zwischenknorpeln (Menisci) umgestalten, die entweder ganz quer zwischen den Gelenksenden stehen oder keilartig und als halbmondförmige Knorpel in die Gelenkshöhle hineinragen; sie bleiben mit der Gelenkskapsel in inniger Verbindung, wie es besonders an dem Kniegelenke deutlich ist.

Fig. 412.



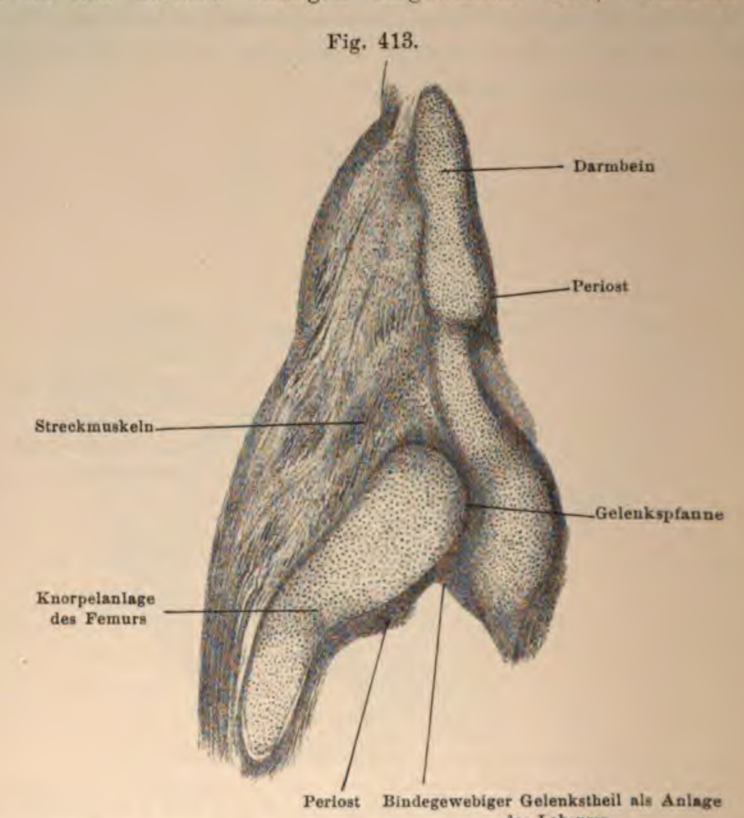
Hüftgelenk eines 2 *cm* langen menschlichen Embryos.

Das Labrum an der Pfanne des Hüftgelenkes (Limbus cartilagineus) stimmt in seinem Aufbau mit den Zwischenknorpeln überein; es entsteht als ein Stück des Zwischenscheibenrandes, welches den capsulären Gebilden anliegt; das Labrum kann demnach als ein Theil der Gelenkskapsel angesehen werden (Fig. 413).

Die Gelenkshöhlen sind, wie das Hüftgelenk zeigt, in manchen Stadien der Entwicklung mehr abgeflacht. Die innerhalb einzelner Gelenke befindlichen Bänder, wie das Ligamentum teres im Hüftgelenke oder die Ligamenta cruciata im Kniegelenke sind nicht eingewanderte extracapsuläre Bandfasern (*Welcker*), son-

dern sie gehen aus einem Theile der Elemente der Zwischenzone hervor. *Schuster* hat in meinem Institute das Ligamentum teres von den frühesten Entwicklungsstufen an verfolgt und gefunden, dass in der Zwischenzone ein Theil des Bindegewebes sich isoliert und zu den fibrösen Strängen umgewandelt wird, während der

Fig. 413.



Durchschnitt durch das Hüftgelenk eines vierwöchentlichen menschlichen Embryos.

andere Theil sich theilweise an die innere Oberfläche der capsulären Gebilde und auch an die bleibenden Bänder anlegt. Am Kniegelenk hat *Kazzander* die verschiedenen Veränderungen des Bandapparates untersucht und nachgewiesen, dass sämmtliche Bestandtheile des Tibiofemoralgelenkes, Zwischenknorpel, Kreuzbänder, Kapsel, Gelenkshöhle durch Modification der Zwischenzonen entstehen. Die Kreuzbänder erscheinen später als die Kapsel. In der

Articulatio femoropatellaris zeigt sich beim Schafe und beim Huhne, dass die Zwischenschichte noch vor ihrem Schwunde eine Umwandlung in Bindegewebe erfährt, welches noch bei der Entwicklung weit vorgeschrittener Föten als stärkerer Ueberzug der Gelenksflächen nachgewiesen werden kann.

Die Ueberzüge der verschiedenen Gelenke bilden sich an einzelnen Stellen als faserige Bindesubstanz, während an anderen Stellen Ueberzüge von hyalinem Knorpel vorhanden sind. Dieser Befund entspricht den beiden Arten von Knochenformation, die, wie oben auseinandergesetzt wurde, in dem einen Falle aus Bindegewebe, in dem anderen Falle aus Knorpel entsteht. Im Kiefergelenke, in welchem bindegewebig präformierte Belegknochen miteinander in Berührung kommen, besteht die dünne, einen Theil des Gelenksfortsatzes des Unterkiefers und der Gelenksgrube in der Schläfenschuppe überziehende unverknöcherte Gewebsschichte, welche als Knorpelüberzug beschrieben wird, aus Bindegewebe (*Bonnet*).

Entwicklung der Muskeln.

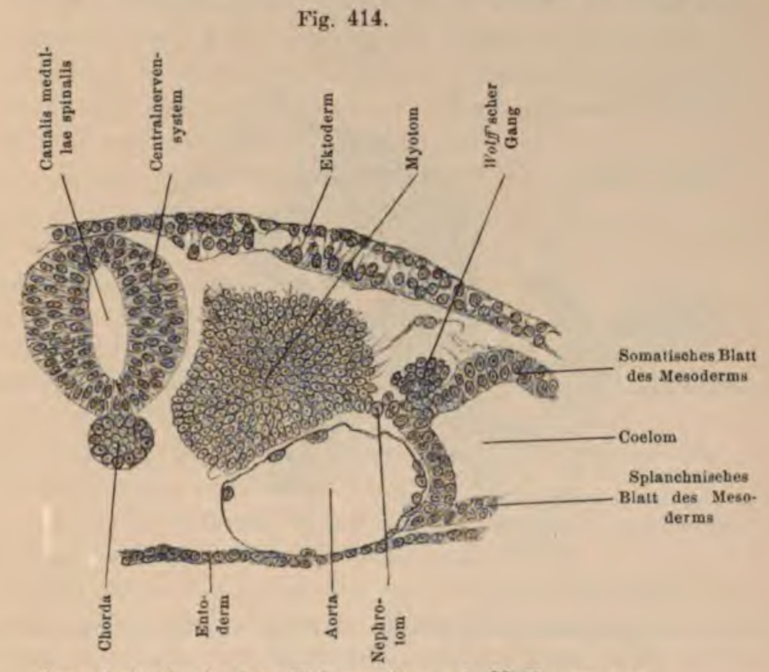
Beim Studium der Entwicklung der Muskeln müssen wir auf die Anlage der Ursegmente zurückgreifen und hervorheben, dass derjenige Theil des sich bildenden Coeloms, welcher sich von der bleibenden Leibeshöhle isoliert und zur Ursegmentmasse umwandelt, die Anlage für die quergestreifte Musculatur enthält. Wir sehen die Ursegmente bei einigen niederen Thieren in Form grösserer Säckchen, bei höheren Thieren sind die Höhlen innerhalb der Ursegmente viel kleiner; man unterscheidet constant eine äussere und eine innere Abtheilung, welche den Spaltraum in sich schliessen, und aus dem inneren Theile der Elemente geht die erste Anlage der quergestreiften Muskelfasern hervor. Die Anlagen für die Muskeln liegen demnach paarig zu beiden Seiten des Nervensystems und greifen von hier aus in die verschiedenen Richtungen des Körpers, wo Muskelfasern zu finden sind. Diejenigen Zellen, welche nicht zu Muskelfasern werden, gestalten sich später in Elemente um, welche zwischen die ursprünglich angelegten Muskelfasern hineinziehen, deren Septa bilden und zugleich die endothelialen Elemente liefern, welche die Septa (Endothel der Fascien) überziehen.

Wenn nun aus den ursprünglich angelegten Elementen der Ursegmente neue jüngere Formationen des Mesenchyms bei höheren Wirbelthieren entstehen, welche sich von dem Standorte ihres Entstehens nach verschiedenen Richtungen im Thierleibe ausbreiten, so können die aus ihnen hervorgegangenen Elemente, welche wir als die Grundlage der bindegewebigen Formationen gefunden haben, auch die Anlage für die quergestreiften und spindelförmigen Elemente enthalten; contractile Elemente finden sich dann auch an jenen Stellen des Embryonalleibes, wohin keine Elemente der ursprünglich an-

gelegten Muskelzüge gekommen sind. Daraus erklärt sich auch der Zusammenhang der Muskelfasern mit den bindegewebigen Elementen, die nicht erst im Verlaufe der Entwicklung aneinander treten, sondern von Anfang an mit einander verbunden sind (Muskel und Sehne).

Bei Elasmobranchiern beobachtete *Balfour*, dass das Mesoblast vor dem blinden Vorderende des Darmrohres endigt und die Spalt-

Fig. 414.



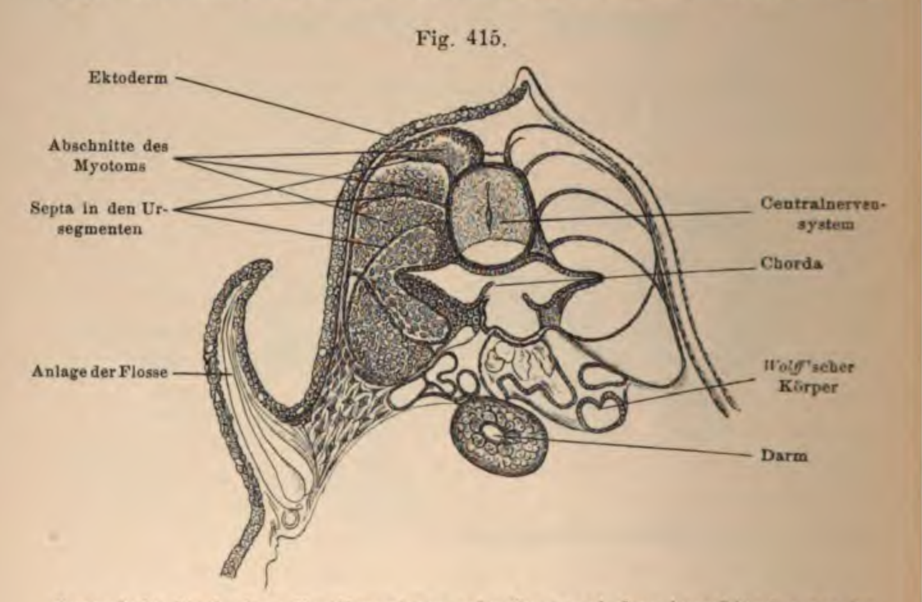
Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 20 Ursegmenten.

höhlen bis in die Höhe des Kopfes reichen (Kopfhöhlen); sie setzen sich in die Kiemenbögen fort, stehen aber nicht mit denen der anderen Seite in Verbindung. *Balfour* unterscheidet in den Kopfhöhlen einen prämandibularen, einen mandibularen, einen hyoidalen Abschnitt und je einen Abschnitt in jedem Kiemenbogen. Die Elemente, welche damit in das Vorderende des Körpers geführt werden, geben nach *Balfour* das Substrat für das Muskelsystem des Kopfes.

Schon *Remak* gab an, dass die quergestreiften Muskelfasern aus einem Theile der Ursegmente hervorgehen. Die cylindrischen

Zellen des Myotoms, also desjenigen Theiles der Ursegmente, welches dem Nervensystem näher liegt (Fig. 414), liefern die Anlage der segmentalen ersten Muskelbündel. Die Muskelzüge an der Wirbelsäule überbrücken die Zwischenwirbelschichte. Zu dieser Zeit wird die äussere Schichte der ursprünglich angelegten Ursegmente so weit umgestaltet, dass sie zwischen die Muskelbündel hineinzieht und bis an den Ueberzug der knorpelig angelegten Wirbelsäule hinanrückt (Fig. 415); sie reicht in die neugebildeten Muskeln, welche auch

Fig. 415.



Querschnitt durch einen Forellenembryo, zehn Tage nach dem Ausschlüpfen aus der Eischale.

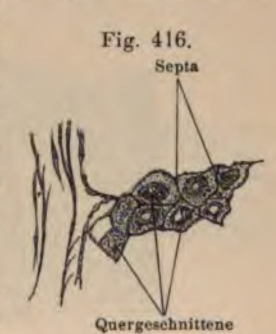
ventralwärts ziehen, und liefert das Endothel und das Bindegewebe der Fascien. Von ihnen aus sieht man noch kleinere Abzweigungen sich in das Innere der Muskelfaserbündel erstrecken; auf dem Querschnitte entsteht dadurch ein Maschennetz, in welchem die Muskelfasern liegen (Fig. 416); die das Netz bildenden Septa entsprechen den ersten Anlagen des Sarkolemmas; es tritt schon zu einer Zeit auf, wo die Fibrillen randständig und quergestreift erscheinen.

Aus den Angaben von *Hertwig* über die Entstehung der Ursegmente geht hervor, dass die Skeletmuskeln von Epithelien abstammen.

indem die Gebilde des Coeloms ursprünglich aus den Epithelzellen des Entoderms hervorgegangen sind und das Myotom nur einen Theil dieser umgewandelten Epithelien darstellt. Die Epithelelemente sind auch als Grundlage des bindegewebigen Antheiles der Muskelfasern anzusehen, und zwar stammt er aus dem distalen Theile des ursprünglichen Ursegmentes, welches, wie schon *Goette* behauptete, zu Cutisgebilden verwendet wird.

Bei den Coelenteraten sind die in der Leibeswand vorhandenen contractilen Elemente aus fadenförmigen Fortsätzen des Ektoderms und Entoderms hervorgegangen. *Kleinenberg* hat diese Elemente als Myoepithel (Epithelmuskelzellen) beschrieben. Diese contractilen Elemente sind bald glatt, bald quergestreift und können als eine unter der Haut liegende Schichte von Muskelfasern angesehen werden. Auch bei anderen Classen des Thierreiches hat man die Abstammung der Muskelfasern aus Myoepithelzellen nachgewiesen. Somit ist die Herkunft der Muskelfasern aus epithelialen Elementen feststehend.

Fig. 416.



Elemente der Ursegmente eines Forellenembryos.

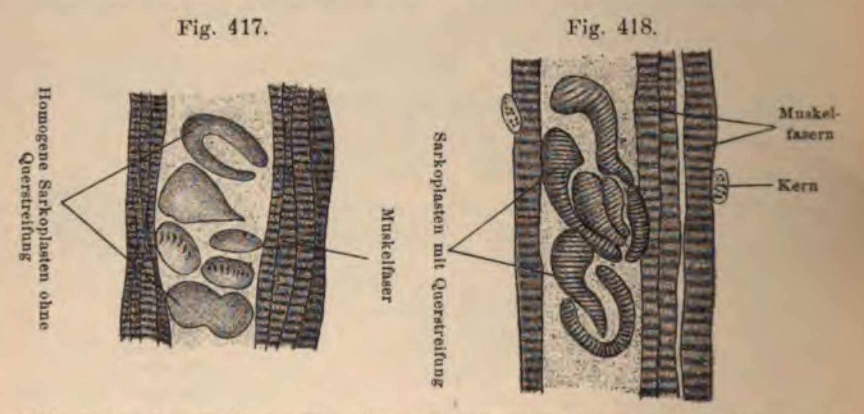
Die embryonalen Muskelfasern erscheinen mehr in die Länge gezogen; die Querstreifung tritt nicht gleich im ganzen Verlaufe der Zelle auf, sie beginnt an der spindelförmigen Muskelzelle und breitet sich allmälig über die ganze Faser aus. So lange die Fibrillen noch wandständig sind, ist die Mitte der Muskelfaser hohl; in diesem Hohlraume liegen Kerne, welche an einzelnen Stellen dichter, an anderen Stellen weiter von einander entfernt liegen. Manchmal sieht man die Kerne auch zwischen den Muskelbündeln liegen. Die Zunahme von Fibrillen erfolgt vom Rande des Fibrillencylinders her, bis das ganze Bündel aus Fibrillen besteht. Die Zeit, in welcher der Hohlraum im Innern der Muskelfasern schwindet, wechselt bei den einzelnen Embryonen und bei den einzelnen Muskeln. Zu Anfang des sechsten Embryonalmonates sieht man beim Menschen in der oberen Extremität die Muskeln durchaus fibrillär, während in der unteren Extremität noch hohle Faserbündel vorhanden sind.

Die Vermehrung der Muskeln im Verlaufe der Entwicklung erfolgt nach *Margo, Thanhoffer* und *Paneth* durch Sarkoplasten.

Man bezeichnet damit kleine Muskelelemente, welche durch Proliferation aus den ursprünglichen Fasern hervorgegangen sind. Diese Muskelelemente enthalten die Anlagen für die neuzubildende Faser. Sie sind längliche Körper, welche in den Spalträumen zwischen den Muskelfasern liegen (Fig. 417), erlangen eine Querstreifung (Fig. 418) und werden doppeltbrechend mit an der Aussenwand liegenden Kernen.

Unter den Muskeln des Rumpfes treten zuerst die Rückenmuskeln auf, von denen aus die Bauchmuskeln zur Entwicklung kommen; aus der ursprünglichen Anlage zu beiden Seiten des Nerven-

Fig. 417. Fig. 418.



Sarkoplasten in der Musculatur eines Schweinsembryos von 16 *cm* Länge, nach *Paneth.*

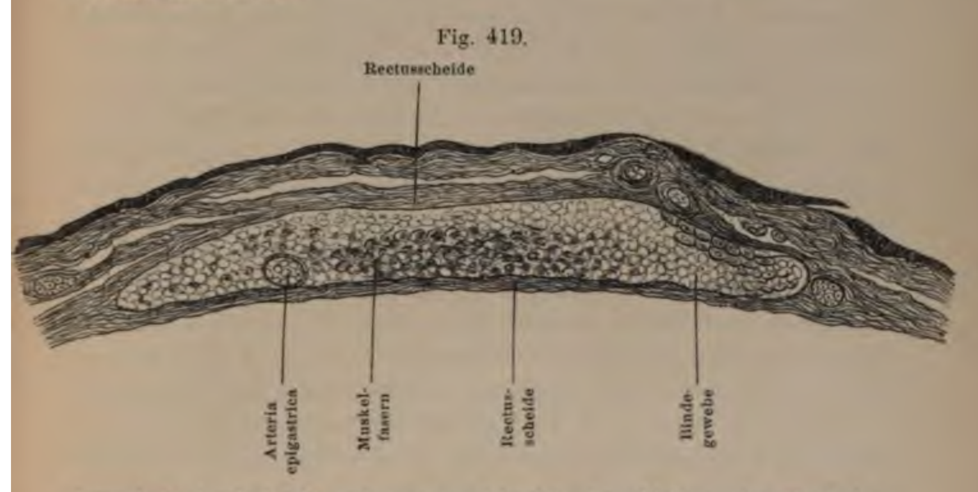
rohres stammen auch die Muskeln der Extremitäten, welche ähnlich wie die Muskeln des Stammes anfangs in Gruppen und in grösseren Zügen zusammenhängen, später aber durch dazwischentretendes intramusculäres Bindegewebe von einander getrennt werden, so dass sich die einzelnen Muskeln bilden.

Bei den Elasmobranchiern erreichen die Myotome die Gliedmassen, und nach *Balfour* treten auch in das Innere der Extremitäten Stücke der Muskelplatte, schnüren sich von der Hauptmasse ab und werden zu den Muskelknospen, welche auch selbständige Muskellager zu bilden vermögen.

Während man bei niederen Wirbelthieren die Fortsetzung der Muskelplatte in die Extremitäten leicht beobachten kann, ist bei höheren Wirbelthieren dieses Verhalten nicht allgemein nachzuweisen.

In einigen Fällen sieht man wohl eigene Muskelknospen, meist aber werden die Muskeln der Extremitäten aus vorgeschobenen Abkömmlingen der Ursegmente gebildet, welche ihre physiologische Dignität, zu Muskeln transformiert zu werden, bewahrt haben; da in den Extremitäten bereits Gefässe und Nerven, sowie die knorpelig vorgebildeten Knochengebilde vorhanden sind, ordnen sich die Muskelelemente diesen Gebilden entsprechend an, sie zerfallen in zwei Hauptgruppen, die Extensoren und Flexoren, und erst später in weitere Abschnitte.

Fig. 419.



Querschnitt durch den Musculus rectus abdominis eines 14 Tage alten Kaninchenembryos.

Bei einzelnen Muskeln der Amphibien, wie beim M. rectus abdominis, sieht man schon frühzeitig vom umgebenden Bindegewebe her Septa in die Musculatur hineinziehen; bei höheren Thieren wird der embryonale Muskel von einer bindegewebigen Scheide (Muskelscheide) überzogen und die Muskelzüge erscheinen von einem parenchymartigen Bindegewebe umhüllt, welches die ganze Muskelscheide ausfüllt (Fig. 419); an jenen Stellen, an denen später die Inscriptiones tendineae auftreten, greift das embryonale Bindegewebe auch in die Musculatur selbst hinein. In späteren Stadien fällt das die Scheide ausfüllende Bindegewebe theilweise dem Schwunde anheim und legt sich der Oberfläche des Muskels und der Scheide an, und nur an den Stellen der künftigen Inscriptiones tendineae

bleibt Bindegewebe erhalten; dadurch dass sich an diesen Stellen die embryonale Verwachsung der Scheide mit der vorderen Fläche des Muskels erhält, entstehen eben die Inscriptiones. Bei menschlichen Embryonen von 7 *cm* Länge und bei Kaninchenembryonen von 18 Tagen findet man das Bindegewebe innerhalb der Muskelscheide grossentheils geschwunden.

Der M. rectus abdominis tritt erst nach vollständigem Abschlusse der Scheidewand auf; der Zwischenraum zwischen den beiden Recti (im Verhältnis zum Umfange) ist bei Embryonen viel grösser als bei Erwachsenen. Bei dem Erwachsenen ist verhältnismässig die zwischen den Scheidewänden liegende Linea alba bedeutend schmäler.

Die Muskeln der Extremitäten, sowie des Stammes sind im Embryo nicht immer so gelagert, wie man sie bei dem Erwachsenen findet; theilweise steht dies mit einer scheinbaren Aenderung der Insertion und theilweise mit der Ausbildung des Skelets in Zusammenhang, da die Muskeln bei ihrer Function sowohl ihre Form, als auch ihre Lage ändern können. Die Veränderungen, welche die Function des Muskels in seiner Form hervorrufen kann, zeigen sich auch darin, dass im Embryo die Fasern der einzelnen Muskeln in demselben Körper keine oder nur sehr geringe Dickenunterschiede zeigen. Beim Menschen nehmen vom vierten Embryonalmonate an bis zur Geburt die Muskelfasern an Dicke zu, und zwar wächst nach *Halban* der Durchmesser in allen Muskeln ganz gleichmässig um das Doppelte. Von der Geburt an aber tritt je nach der Function der einzelnen Muskeln ein sehr ungleichmässiges Dickenwachsthum ein, so dass die Fasern in den verschiedenen Muskeln des Erwachsenen bedeutende Unterschiede in der Dicke zeigen. Dabei ist aber zu bemerken, dass sich die Dicke der Muskeln als solche schon im Embryo vorgebildet findet, denn wir sehen beim Embryo die einzelnen Muskeln verschieden stark entwickelt, und zwar scheint es, dass die dicken Muskeln des Erwachsenen auch in der embryonalen Anlage stärker hervortreten. Doch sind anderseits der Adductor hallucis und der Opponens digiti quinti beim Embryo verhältnismässig stärker als beim Erwachsenen.

Für die Musculi interossei liegt die von *Ruge* mitgetheilte Thatsache vor, dass sie in gewissen Embryonalstadien beim Menschen mehr plantar gelegen sind und in späteren Stadien zwischen die Metatarsen hineinlagern. Dies ist umso interessanter,

weil manche Affen zeitlebens ihre Interossei plantar gelagert haben (*Wiedersheim*).

Die Muskeln im Gebiete der Kiemenbögen der niederen Wirbelthiere entstammen, wie oben erwähnt, aus den die Kopfhöhlen auskleidenden Elementen; bei den höheren Wirbelthieren ist dieser Nachweis nicht allgemein gelungen. Wir müssen hier nochmals darauf hinweisen, dass die Muskelfasern an ihren bleibenden Stellen auch aus Elementen des Mesenchyms entstehen können.

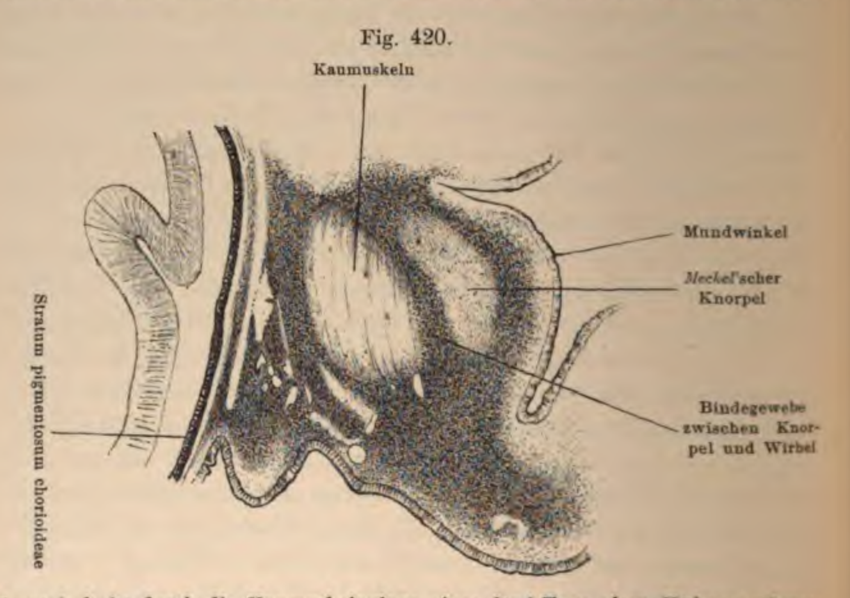
Nach der Darstellung von *Wijhe* gehen aus den drei ersten Myotompaaren die Augenmuskeln hervor, aus dem ersten Segment der Rectus superior, Rectus inferior und Obliquus inferior, aus dem zweiten Segment der Obliquus superior und aus dem dritten Segment der Rectus externus. Das vierte, fünfte und sechste Segment gehen zugrunde, und aus den drei letzten Segmenten entstehen die vom Kopfe zu den Schultergürteln ziehenden Muskeln. Nach *Dohrn, Kilian* und *Platt* ist die Anzahl der Segmente viel grösser; so hat *Dohrn* beim Selachierembryo neunzehn Segmente gefunden. *Goette* beschrieb bei der Unke und *Froriep* bei den Säugethieren vier Muskelsegmentpaare; nach *Froriep* bilden sich die beiden ersten Segmente zurück. *van Bemmelen* fand bei Eidechsen vier Myotome mit dem ersten Halssegmente ventralwärts wachsen, sich zu einem einheitlichen Strange vereinigen und in der Gegend der letzten Kiemenspalte nach vorne umbiegen, um in die Zunge hineinzuziehen und die Zungenmusculatur zu bilden; die Zungenmusculatur der Reptilien geht demnach aus den Myotomen der vorderen Rumpf- und der hinteren Kopfsegmente hervor. Nach *Rabl* bildet das Mesothel des Hyoidbogens das Platysma myoides und einige der oberflächlich gelegenen Gesichtsmuskeln.

Die Muskeln des Mittelohres sind bereits besprochen worden (vide S. 492).

Ueber die Entwicklung des Kaumuskelapparates liegen Beobachtungen von *His, Kölliker, Balfour, Goette, Kazzander* und *Wiedersheim* vor; nach *Goette* stammen die Kaumuskeln als ein dichter, das Auge umgreifender und zur Seite der Mundhöhle abwärts ziehender Zellenstrang vom äusseren Segmente des Vorderkopfes ab; *Kazzander* fand, dass die Kaumuskeln beim Hühnerembryo erst am sechsten Tage auftreten; die ganze Gruppe derselben zeigt sich als ein Zug von Muskelfasern (Fig. 420), welche in das umgebende Bindegewebe

derart eingelagert sind, dass beide Gewebsformen dicht aneinander liegen und der Unterschied zwischen beiden nur dadurch bemerkbar wird, dass die Muskeln Züge bilden, während die Bindegewebselemente ihren früheren embryonalen Charakter bewahren. Man findet die Kaumuskelanlage zwischen dem Auge und dem äusseren Zugange zum Munde. Das zum *Meckel*'schen Knorpel differenzierte Gewebe liegt in diesem Stadium knapp an und ein wenig unter dem Mundwinkel. Schon in diesem Stadium lässt sich an den Kaumuskeln eine

Fig. 420.

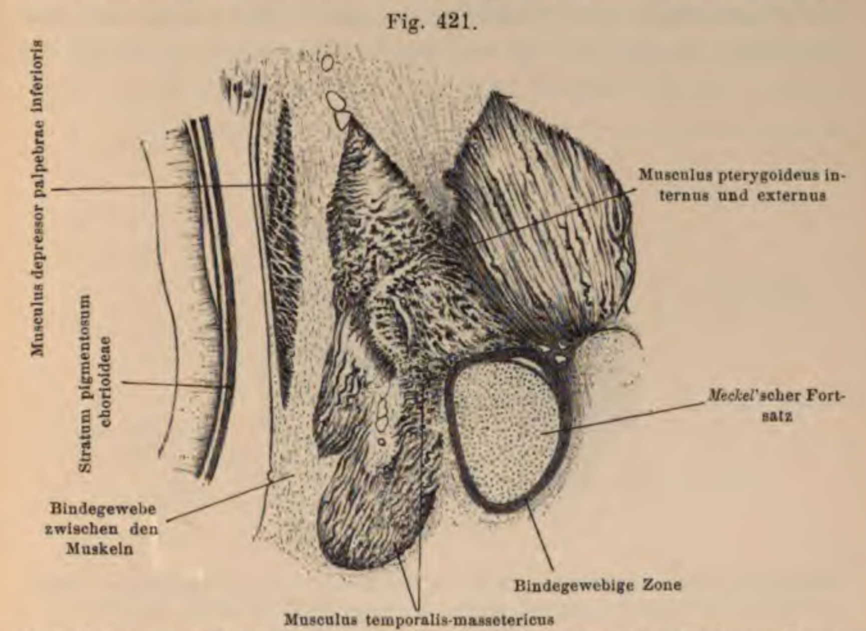


Frontalschnitt durch die Kaumuskelanlage eines fünf Tage alten Hühnerembryos.

Art von Insertion beobachten, indem die Muskelfasern mit ihren Enden im embryonalen Bindegewebe stecken und um den *Meckel*-schen Knorpel eine mit dem Bindegewebe zusammenhängende, dichter gefügte Zone bilden, so dass sich die Kaumuskeln an diesem Bindegewebe inserieren. Bald darauf tritt eine Neubildung von Muskelfasern aus Zellen auf, welche dem Mesoderm angehören, so dass die gesammte Muskelmasse bedeutend zunimmt; nun findet eine Trennung der gemeinschaftlichen Anlage in die einzelnen Kaumuskeln durch das Eindringen von Bindegewebe aus der Peripherie statt; dazu kommt das Fortschreiten der Unterkieferentwicklung, indem die am Unterkiefer haftenden Muskeln von den am *Meckel*'schen Knorpel

haftenden losgetrennt werden (Fig. 421). Dadurch dass sich die einzelnen Muskeln den Formveränderungen des Unterkiefers anpassen, kommt vielfach eine Aenderung in der Faserrichtung zu Stande. Die Muskelinsertion am Bindegewebe des *Meckel*'schen Knorpels erhält sich insofern, als dieses Bindegewebe in die Knochenbildung aufgenommen wird und somit die Muskelfasern sich theilweise an dem den Knochen überziehenden Bindegewebe und theilweise in der

Fig. 421.



Frontalschnitt durch die Kaumusculatur eines sieben Tage alten Hühnerembryos.

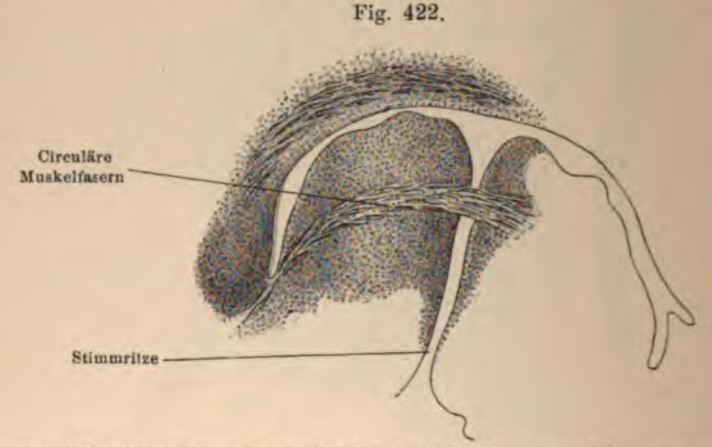
Knochensubstanz selbst inserieren. Diese scheinbare Verschiebung der Insertion zeigt sich auch bei dem Musculus mylohyoideus der Säugethiere, der sich anfangs am *Meckel*'schen Knorpel und später am knöchernen Unterkiefer anheftet.

Die Augenmuskeln sind nach *Kazzander* mit den Kaumuskeln nicht in verwandtschaftliche Beziehung zu bringen; Augen- und Kaumuskeln, die anfangs sehr nahe aneinander liegen, haben beim Hühnerembryo getrennte Anlagen.

Erst wenn die Muskeln zu beiden Seiten des Nervensystems, die Stammes- und Extremitätenmuskeln zur Entwicklung gekommen sind, entwickeln sich die Gesichts- und Kehlkopfmuskeln aus vor-

geschobenen Elementen des Mesoderms. Betreffs der Bildung der Muskeln des Kehlkopfes beim menschlichen Embryo hat unter meiner Leitung *Strazza* gefunden, dass beim Menschen und bei den höheren Wirbelthieren die Gesammtmusculatur der Sprachwerkzeuge, sowohl die innerhalb der Zunge, als auch die innerhalb des Kehlkopfes gelegenen Muskeln, im Embryo mit einander zusammenhängt; die Lippenmusculatur bildet wohl eine selbständige Abzweigung der Muskelfasern des Gesichtes, ist aber nicht als ein isolierter Muskelzug anzusehen, weil sich aus den Kiemenbögen, welche das Substrat für die Bildung der Lippe enthalten, auch die Kehlkopf-

Fig. 422.



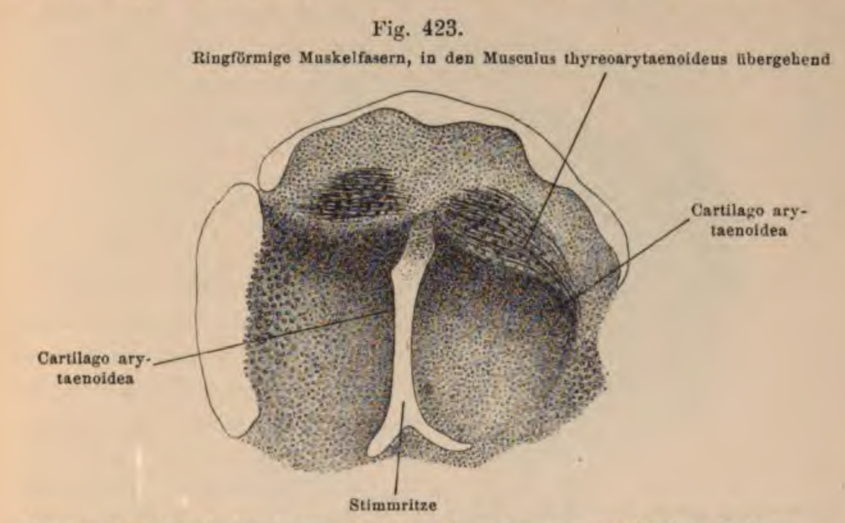
Durchschnitt durch den oberen Theil des Kehlkopfes eines 1·6 *cm* langen menschlichen Embryos in der Höhe der Kehlkopfwülste.

und Zungenmusculatur entwickeln und somit die Lippenmusculatur demselben Boden entspringt, wie die Kehlkopf- und Zungenmusculatur.

Bei menschlichen Embryonen tritt die Musculatur des Kehlkopfes erst zu einer Zeit auf, da der Kehldeckel bereits angelegt und die Stimmritze verklebt ist. Bei Embryonen von 1·4 *cm* Länge sieht man in der Circumferenz des Kehlkopfes bogenförmig ein continuierliches Bündel von Muskelfasern ziehen, welche nicht in einer Ebene lagern und von aussen vorne nach innen und hinten ziehen. Bei weiter vorgeschrittener Entwicklung, also bei menschlichen Embryonen von 1·6 *cm* Länge, sieht man, dass diese erste Muskelanlage nicht einem bestimmten Kehlkopfmuskel angehört, sondern nur seitlich einen Faserzug der gesammten Kehlkopfmusculatur

repräsentiert, die sich als ein Ringmuskel darstellt. In der obersten Partie des Kehlkopfes sieht man die Muskelzüge quer über den Kehlkopfraum nach hinten an die entgegengesetzte Hälfte des Kehlkopfes bogenförmig um die Cartilagines arytaenoideae herum, also etwa dem Musculus arytaenoideus transversus entsprechend, ziehen (Fig. 422); in einer tieferen Partie geht die Muskelmasse in den Musculus thyreoarytaenoideus und Musculus cricoarytaenoideus über (Fig. 423). Dieser Ringmuskel enthält sämmtliche Muskeln, denen wir später im Kehlkopfe begegnen, und aus seinem Verlaufe in der ersten

Fig. 423.



Durchschnitt durch den Kehlkopf eines 1·6 *cm* langen menschlichen Embryos.

Anlage ist zu entnehmen, dass der M. transversus höher zu liegen kommt, als die Crico- und Thyreoarytaenoidei laterales und der Cricothyreoideus anterior. Wir haben in diesem Ringmuskel einen Larynx constrictor zu sehen, wie er bei den niederen Wirbelthieren vorkommt (*Dubois*); dieser Larynxconstrictor des menschlichen Embryos wird durch Bindegewebszüge in die Einzelmuskeln getheilt, wandelt sich auf diese Weise in die einzelnen Muskeln des Kehlkopfes um und betheiligt sich auch an der Bildung der Mm. constrictores pharyngis; man könnte das Muskelsystem in dem Stadium, wo die Ringfasern vorhanden sind, mit dem Namen eines Sphincter pharyngo-laryngeus (Fig. 424) belegen, wie *Fürbringer* für eine Reihe von Placentaren im entwickelten Zustande

vorgeschlagen hat. Bei der Pharynxmusculatur lagern sich gleichfalls die bindegewebigen Elemente zwischen die Muskelfasern ein, ziehen zwischen die Bündel, und erst später tritt die Längsfaserschichte in ähnlicher Weise auf, wie wir es bei der Entwicklung des Darmcanales finden.

Die Bauchmusculatur wird von einem ventralen Myotomfortsatz abgeleitet (*Maurer, Kaestner*), welcher vom Ursegment ausgeht, und zu dem sich nach meinen Beobachtungen die Elemente des Ursegmentkernes gesellen.

Fig. 424.



Querschnitt durch die Kehlkopfanlage eines 1·6 *cm* langen menschlichen Embryos.

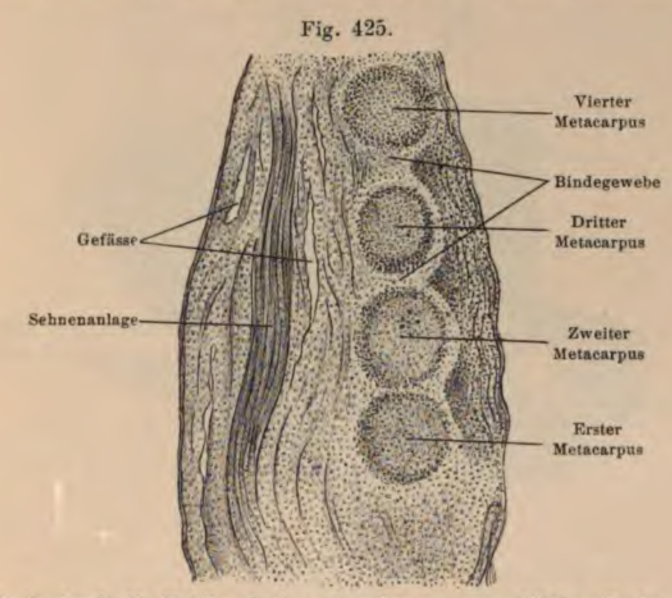
Den Anstoss zur Differenzierung der Extremitätenmuskeln gibt das Hineinwachsen von Gefässen und Nerven, wie es *Kaestner* bei Froschlarven von 18 *mm* Länge gesehen hat.

Das den Muskeln anliegende Bindegewebe scheidet sich an den Stellen, wo späterhin die Sehnen mit den Muskeln zusammenhängen, in zwei Arten, welche sich durch ein verschiedenes Verhalten bezüglich der Zellen auszeichnen. Bei der einen Art sind die Zellen in Reihen angeordnet, welche dem Längsdurchmesser der zukünftigen Sehne entsprechen; aus ihnen gehen die Längsfasern hervor, welche in Bündeln angeordnet sind. Bei der zweiten Art greifen die Zellen zwischen die Längsbündel ein, umhüllen sie und verhalten sich ähnlich wie das Bindegewebe zwischen den Muskeln, hängen auch mit dem Bindegewebe innig zusammen und tragen dazu bei, um die Längsfasern der Sehnen an den Muskeln zu fixieren. *Löwe* unterscheidet ein parenchymatöses und ein interparenchymatöses Bindegewebe; zu letzterem rechnet er die bindegewebigen Elemente, welche zwischen die Längsfaserbündel der Sehne hineinziehen; sie scheinen die elementaren Formen der in Entwicklung begriffenen Sehne zu enthalten und werden zu Bindegewebskörperchen; dies schliesst nicht aus, dass die Bindegewebs-

körperchen auch aus embryonalen Zellen hervorgehen können, welche in die Entwicklung der Längsfaserbündel nicht einbezogen wurden.

Die Sehnen bilden anfangs gemeinsame Bündel, selbst in solchen Fällen, wo ein Muskel mehrere Ansatzstellen besitzt; die Sehnenscheiden isolieren sich als verdichtete Bindegewebszonen, sie sind von interparenchymatösem Bindegewebe ausgefüllt; erst in späteren Stadien, wenn das Bindegewebe der Sehne dichter wird, wird das innerhalb der Sehne liegende Bindegewebe succulent und lagert

Fig. 425.



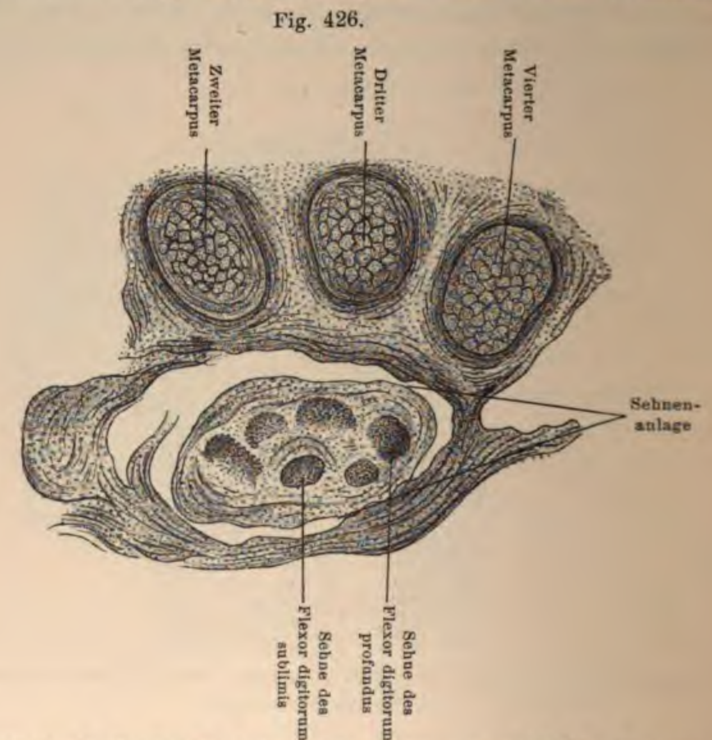
Querschnitt durch die Hohlhand eines 2 *cm* langen menschlichen Embryos in der Höhe des Metacarpus.

sich theilweise an die innere Wandung der Sehnenscheide und theilweise an die äussere Oberfläche der Sehne; nur an einzelnen Stellen können gefässhaltige Verbindungen persistieren, durch welche die Sehnen mit der Sehnenscheidewand in Verbindung stehen.

Die Flexores digitorum in der Hand kann man in der frühesten Anlage schon an etwa 2 *cm* langen menschlichen Embryonen beobachten; man sieht bereits Knorpelquerschnitte der Phalangen, um sie herum ausgiebige bindegewebige Massen, von denen die anliegenden den Knorpelüberzug bilden, im Uebrigen noch das gemeinschaftliche Substrat für die Sehnen der einzelnen Phalangen und

das übrige Bindegewebe der Hand darstellen (Fig. 425); sie sind an verschiedenen Stellen von Gefässen durchbrochen. Bei Embryonen von 2·8 *cm* Länge sind bereits die Sehnen der Fingerbeuger in der Hohlhand von einander getrennt. Alle Sehnen der Fingerbeuger liegen so dicht an einander, dass ihre Trennung nur an Querschnitten zu beobachten ist (Fig. 426); ihre Sehnenscheiden sind vollständig

Fig. 426.

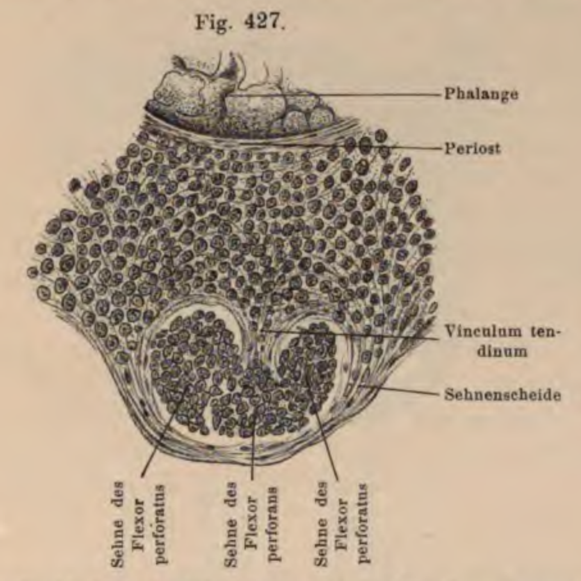


Durchschnitt durch die Hohlhand eines 2·8 *cm* langen menschlichen Embryos in der Höhe des Metacarpus.

vom intraparenchymatösen Bindegewebe ausgefüllt. In den Sehnenscheiden der Phalangen zeigen die Sehnen ein ähnliches Verhalten wie in der Hohlhand; das die Sehnen umgebende Bindegewebe zieht an der Volarseite direct vorüber, während es an der Dorsalseite zwischen die Sehnen hineinzieht und auf diese Weise eine Trennung der anfangs miteinander vereinigten Sehnen bewirkt (Fig. 427). Im Laufe der Entwicklung wird das lockere, zwischen den Sehnen und der Sehnenkapsel liegende Bindegewebe dichter und legt

sich an die Wandungen der Sehnenkapsel und an die Sehnen an; auf diese Weise wird zwischen der Sehne und der Scheide ein Zwischenraum geschaffen. Die Vincula tendinum, welche früher ein lockeres Gewebe darstellten und verhältnismässig breit waren, werden dichter und schmäler (Fig. 428); sie beginnen Gefässe zu führen und liegen in der Sehne des Muskels derart, dass sie tief in den Querschnitt derselben oder durch dieselbe bis zu der der Eintrittsstelle entgegenstehenden Fläche der Sehne ziehen. Die Lagerung der

Fig. 427.

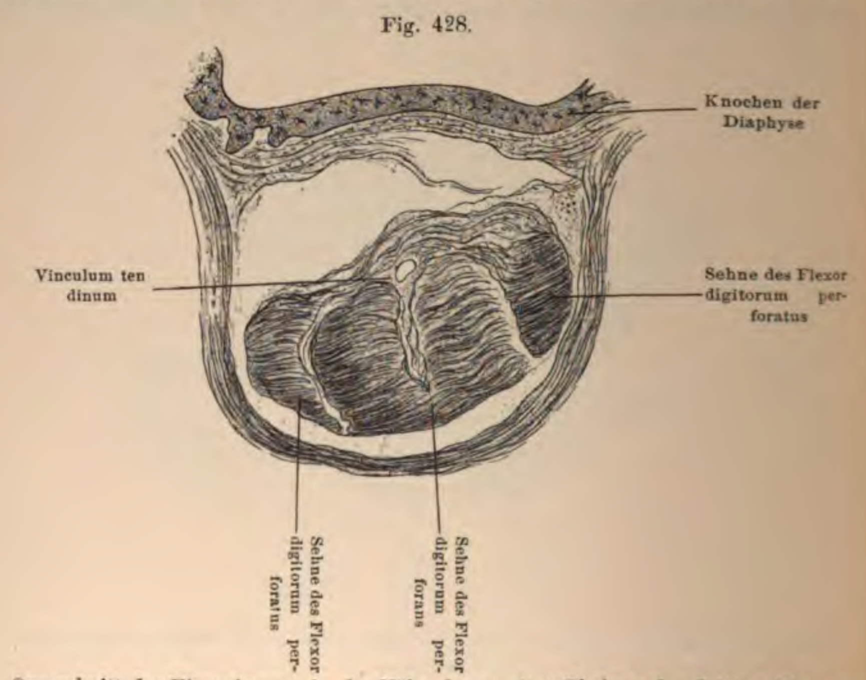


Querschnitt durch die Muskeln des Mittelfingers eines 2·4 *cm* langen menschlichen Embryos.

Sehnen der Fingerbeuger ist präformiert. Durch das Hineinwuchern des umgebenden Bindegewebes wird die Sehne des einen Beugers aus der Sehne des anderen Beugers in der Höhe der Durchbohrungsstelle isoliert. Die Haltebänder der Sehnen (Vincula tendinum) und die anderen zwischen den Sehnen liegenden Bindegewebsgebilde, sowie das zwischen den Sehnen und dem Ligamentum carpi volare befindliche Bindegewebe gehen aus dem die Sehnen umhüllenden Gewebe hervor. Im Extrauterinleben füllt dieses Bindegewebe weniger die Hohlräume aus und scheint bei den Beugebewegungen der Finger zum guten Theile zu schwinden. Damit wird auch eine Reihe von

Bildungsanomalien der Beugersehnen begreiflich; wenn der fünfte Finger seine Sehne nicht vom Flexor sublimis, sondern vom Flexor profundus erhält (*Bankart, Pye-Smith, Phillips*), so erklärt sich dies aus der ursprünglichen Verwachsung der Beugersehnen, welche hier in das extraembryonale Leben hinüberreicht. Zuweilen besitzt der zweite Finger eine schwache Sehne, welche sich an der zweiten Phalanx ohne Bildung einer Durchbohrung inseriert; hier ist der

Fig. 428.



Querschnitt der Fingerbeuger in der Nähe der zweiten Phalanx des dritten Fingers eines 10 *cm* langen menschlichen Embryos, in der Nähe der zweiten Phalanx.

Einfluss des in der Sehnenscheide liegenden Bindegewebes der Duchbohrung hinderlich gewesen.

Die glatten Muskelfasern entwickeln sich ebenfalls aus den Mesenchymgebilden und sind im Embryo lange vor dem Auftreten der Contraction entwickelt. Ihre Elemente sind anfangs rundlich, werden bald in die Länge gezogen und lassen sich von den bindegewebigen Elementen nicht leicht unterscheiden; auch sie sind Elemente, welche bei der Mesenchymbildung und bei der Verbreitung desselben im Embryonalkörper vorgeschoben wurden und sich den

Gefässverzweigungen und den Hohlräumen angelegt haben. *Barth* und *Laskowsky* haben zuerst ihre Entstehung aus den Mesenchymgebilden für die Magen- und Darmwand beschrieben. Die Entwicklung der glatten Muskelfasern lässt sich am menschlichen Nabelstrang studieren; hier findet man im dritten Monate der Entwicklung glatte Muskelfasern in der Umgebung der Gefässe, ferner allmälige Uebergänge von Mesenchymzellen in glatte Muskelfasern, so dass man öfters nicht leicht die Grenze zwischen den embryonalen Bindegewebszellen und den glatten Muskelfasern bestimmen kann, was *Flemming* auch an der Harnblase des Salamanders bestätigen konnte.

Die meisten Muskelzellen sind während ihrer Entwicklung in den ersten Phasen nicht leicht von den Bindegewebselementen zu unterscheiden; bald aber erkennt man sie an den stäbchenförmigen Kernen und an ihrer Gruppierung zu Bündeln von Fasern. Die Binnenmuskeln des Auges zeigen deutlich ihre Entstehung aus den um die Augenblasen gelagerten mesenchymalen Elementen. In der Cutis, in den Gefässen, am Darme und am Geschlechtsapparate, an der Trachea, an verschiedenen Ausführungsgängen von Drüsen sieht man, dass die zwischen den Muskelanlagen befindlichen Elemente, welche nicht zu Muskelzellen transformiert wurden, zu Bindegewebe werden und zwischen den Muskelfaserbündeln erhalten bleiben. Dort wo die Muskelfasern zwei Schichten, eine Ringzone und eine Längszone bilden, tritt die Ringzone früher auf.

Bewegungserscheinungen im embryonalen Leben.

Schon in den frühesten Stadien, unmittelbar nach der Befruchtung, nimmt man Körnchenbewegung im Ei wahr; eine Vertheilung der Körnchen, so dass sie gegen die Oberfläche des Eies oder gegen die Kerngebilde dichter liegen, ist bei künstlichen Befruchtungen der durchsichtigen Eier niederer Thiere leicht wahrzunehmen.

Bewegungserscheinungen kommen sowohl an den Eiern als auch an den Theilproducten während des Furchungsprocesses vor; *Stricker* hat auch Bewegungen ganzer Zellenmassen in Form von Wanderung oder Vorschiebung von Formationen in frühen Embryonalperioden beschrieben. Der befruchtete Keim einer Forelle zeigt auf seiner ganzen Oberfläche noch vor Einleitung des Furchungsprocesses unregelmässige Erhöhungen und Vertiefungen als Ausdruck

von Bewegungserscheinungen des Gesammtkeimes. Bewegungserscheinungen von Embryonen innerhalb der Eihülle sind bereits von *Swammerdam* beschrieben und später von *Leeuwenhoek* bei Schneckeneiern bestätigt worden.

Rotationen der Embryonen von Limnaeus stagnalis wurden von *Carus, van Beneden* u. A. gesehen; die Rotation dauerte auch nach Zerreissung der Eihüllen fort. Aehnliche Beobachtungen wurden an Unio anodonta und an Paludinaarten gemacht. *E. Grant* fand die Ursache dieser Bewegung in Cilien an der Oberfläche des Embryos. Bei einigen niederen Thieren wird die Bewegung sehr lebhaft; schon eine sehr geringe Menge von sehr verdünnten Säuren genügt aber, um die Bewegung zum Stillstand zu bringen. *Rabl* beobachtete am Rande der Mundöffnung von Planorbisembryonen Cilien, durch deren Bewegung sie Fruchtwasser in den Darm treiben; die Bewegung ist anfangs schwach und langsam, wird aber später lebhafter und schneller. Ausser diesen Rotationen zeigen Embryonen von Planorbis, Nemertes u. a. active, auf Muskelcontractionen beruhende Bewegungen innerhalb der Eihülle in Form von Streckungen und Krümmungen.

Die drehenden Bewegungen des Froscheies innerhalb der Eihülle lassen sich leicht mit der Lupe beobachten; sie treten zu einer Zeit auf, da die Rückenfurche ausgebildet und der Embryo in die Länge gezogen ist. Die Bewegung des Froschembryos rührt gleichfalls von Cilien an seiner Oberfläche her, die Umdrehung erfolgt in der Richtung, dass sie, wenn der Kopf der Spitze des Uhrzeigers entspricht, der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzt ist. Beim Erwärmen der Flüssigkeit wird die Umdrehung rascher (*Schenk*). Man beobachtete bei den Embryonen innerhalb der Eihüllen neben der Bewegung durch Cilien auch eine Eigenbewegung, die sich vor dem Verlassen der Eihüllen lebhaft steigert; bald bewegt der Embryo den Kopf, bald biegt er ihn seitlich gegen den Schwanz, bald nach den Seiten, es tritt eine C-Form auf, und es können die Bewegungen mannigfaltig variieren. Eine Geradestreckung erfolgt erst nach dem Verlassen der Eihülle. Eine Flimmerbewegung zeigt sich auf der Oberfläche des Embryos erst ausserhalb der Eihülle. *Schonberg* beobachtete ähnliches an Lachsembryonen. Bei guter Beleuchtung kann man bei der Lachsforelle am 35.—40. Tage Rumpfbewegungen, Bewegungen des Schwanzes und Krümmungen des ganzen Körpers sehen.

Die Bewegungen des Kiemendeckels lassen sich schon während des Lebens in der Eihülle beobachten. Bei Thymallus vexilifer zählte *Flöel* vor dem Sprengen des Eies 180—280, nach dem Ausschlüpfen 300 Schwingungen des Kiemendeckels in der Minute bei 120 Herzschlägen.

Die Eigenbewegungen der Fische scheinen mit der Aufnahme von Sauerstoff aufzutreten und mit der Rothfärbung des Blutes zuzunehmen. Bei den Embryonen der Fische im Stadium, da die Muskelbewegung auftritt, ist die Entwicklung des Nervensystems nicht so weit vorgeschritten, dass man aus dem anatomischen Verhalten auf eine Function schliessen könnte. Doch ist sichergestellt, dass Nervenelemente in die Nähe der angelegten oder sich entwickelnden Muskelmassen hinziehen, und es dürfte die Innervation der Muskelfasern in frühen Stadien stattfinden. An Heringsembryonen vom vierten Tage sah *Kupffer* Bewegungen des ganzen Körpers; am siebenten Tage nach dem Ausschlüpfen drehten sich bereits die Augenbulbi. Beim Austreten des Embryos erfolgt nahe seinem Kopfe ein bogenförmiger Riss der Eihülle, weil der ringförmig liegende Embryo heftig gegen die Eihaut geschnellt wird; mit dem Kopfe voran drängt sich der Embryo durch den Riss durch. Man kann schon früher diese Bewegungen am Embryonalleibe sehen, gleichsam eine Vorübung für die Zeit des Ausschlüpfens.

Die Eidechsenembryonen bewegen den ganzen Körper; die jungen reifen Embryonen lagern sich in der Eihülle spiralig, die Extremitäten gegen einander gekehrt und an den Leib gepresst. Bei dem Durchbrechen der Eihülle treten auch sie mit dem Kopfe voraus.

Bei den Vogelembryonen zeigen sich schon am sechsten Tage der Bebrütung nach Eröffnung der Eischale Bewegungen in Form von Zuckungen einzelner Glieder, welche *v. Baer* dem Einflusse der kalten Luft zuschrieb; durch mechanische Reizung des Amnions liessen sich die Bewegungen verstärken; er beobachtete auch, dass durch Contractionen des Amnions ein Hin- und Herschwanken des Embryos veranlasst werde; *Remak* wies thatsächlich das Bestehen von contractilen Elementen im Amnion nach. *Vulpian* hat am achten Tage Contractionen der Allantois beobachtet, *Preyer* nimmt als bestimmt an, dass diese Bewegungen beim Hühnerembryo zwischen dem sechsten und siebenten Tage auftreten.

Die Herzbewegung tritt, wie schon oben erwähnt, früher auf als das Blut im Herzen; wenn die Krümmung des Kopfes stattgefunden hat, so wird durch jeden Herzstoss eine entsprechende Oscillation des Kopfes hervorgerufen. Am achten Tage tritt beim Hühnerembryo das Vermögen selbständiger Lageveränderungen innerhalb des Eies auf, und die Extremitäten beginnen sich zu bewegen. In den letzten Tagen der Bebrütung gehen Bewegungen vor sich, welche zur Sprengung der Eischale führen; man hört öfters das Piepen der im Ei liegenden Embryonen; ein bis zwei Tage vor Abschluss der Brutzeit hat das Hühnchen die Hüllen durchbohrt und ist mit dem Kopfe in die Luftkammer des Eies eingetreten; die Luftathmung beginnt, und es kommt zur Einleitung der Lungencirculation; die Erhöhung der Erregbarkeit des Respirationscentrums führt zu einer Verstärkung der Athembewegung und bei der Respirationsnoth zu heftigeren Bewegungen des Kopfes gegen die ohnedies brüchig gewordene Eischale. Die Schale springt, und durch das wiederholte Andrängen der verhornten Spitze des Oberschnabels erfolgt die Oeffnung der Eischale.

Bei den in der Entwicklung vorgeschrittenen Säugethierembryonen kann man leicht die Bewegungen in der Bauchdecke wahrnehmen, und bei der Eröffnung des Uterus kann man durch mechanische Reize Bewegungen der Extremitäten hervorrufen. Bei Erstickungen des trächtigen Mutterthieres erfährt die Frucht keine sichtbaren Bewegungen. Lässt man Kaninchenembryonen in eine auf Körpertemperatur gebrachte Chlornatriumlösung austreten, so treten nach *Zuntz* regelmässige wischende Bewegungen der Extremitäten auf, die Zunge wird leckend vorgestreckt. Meerschweinchenembryonen in der Nähe der Reife bewegen sich in der Kochsalzlösung ebenso wie in der Luft, und Reflexbewegungen werden leicht ausgelöst; bei stärkeren Reizen tritt eine Inspirationsbewegung ein, welche aber die Lebensfähigkeit des Embryos nicht wesentlich beeinflusst. Die Entfernung der beiden Hemisphären mit dem Streifenhügel bei Erhaltenbleiben der Sehhügel und Vierhügel hinderte nach *Soltmann* bei nahezu reifen Hundeembryonen nicht die Fortführung der Bewegungen und störte auch das Saugen nicht. Die fötale Motilität scheint im Gegensatze zur Rinde des Geborenen von der Rinde des Grosshirnes nicht abhängig

zu sein. Beim Fötus fehlen auch die Reflexhemmungsapparate im Rückenmarke.

Bei menschlichen Embryonen nimmt man allgemein an, dass die ersten Bewegungen der Frucht in der Mitte der Schwangerschaft, etwa in der 17.—19. Woche, zuerst bemerkt werden; es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Bewegungen schon früher auftreten; die Ausbildung der Muskeln und der Vergleich mit dem Auftreten der Bewegung bei den Säugethierembryonen lassen annehmen, dass Bewegungen des Embryos bereits in der siebenten bis achten Woche auftreten; damit steht im Einklange, dass man bei Embryonen aus dem dritten Monate bereits spiralige Drehungen der Nabelschnur um den Leib des Embryos findet. Auch aus der Stellung der Extremitäten beim Embryo lässt sich ein verhältnismässig frühzeitiges Auftreten von Bewegungen schliessen. Beim menschlichen Embryo zeigt sich die oben bemerkte Unabhängigkeit der Bewegungen vom Gehirn, da lebend geborene, anencephale, reife Früchte ohne Grosshirn und Kleinhirn sich bewegen und bei Vorhandensein der Medulla oblongata auch athmen können. Die Bewegungen der Gliedmassen scheinen deshalb nur vom Rückenmark abhängig zu sein; die Bewegungsintensität nimmt mit dem Alter der Früchte zu, bei Frühgeborenen ist sie dementsprechend langsamer und seltener als bei reifen Früchten.

Entwicklung des Zwerchfells.

Die Bildung des Zwerchfells steht in innigem Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschichte des Herzens. Nach dem Vorgange von *His* pflegt man die Höhle, innerhalb welcher das Herz gelegen ist, als Parietalhöhle zu bezeichnen; sie stösst nach oben an die beiden ersten Kiemenbogen, nach unten an das Wurzelstück der Nabelblase. Die Rückwand der Parietalhöhle besteht aus einer Substanzplatte, welche den Rumpf in frontaler Richtung durchquert, und an der von hinten her die Darmwand, von vorne her der Vorhofstheil des Herzens anhaftet. *His* bezeichnete diese Substanzplatte als primäres Zwerchfell oder als Septum transversum; innerhalb derselben treten die beiden Ductus Cuvieri zum Sinus des Herzvorhofes. Aus dem Septum transversum leitet *His* die ventrale, zwischen Herz und Leber liegende

Hälfte des Zwerchfells ab. Den dorsalen Theil des Zwerchfells führt *Uskow* auf die bei der Bildung des Coeloms zwischen den Seitenplatten zurückbleibende breite Brücke (Verwachsungsbrücke) zurück, in welcher als zweiter Bestandtheil zottenförmige Auswüchse des Septum transversum (Massa transversa) auftreten. Der musculöse Theil des Zwerchfells entsteht dadurch, dass in die bindegewebige Zwerchfellsanlage von der Rumpfwand aus Muskelfasern eintreten; das Centrum tendineum erscheint als der sich erhaltende Rest der Zwerchfellsanlage. Nach *Ravn* geht der dorsale Theil des Zwerchfells aus der Falte hervor, welche, zwischen Lunge und *Wolff*'schem Körper verlaufend, die Verbindung zwischen den Pleurahöhlen und der Bauchhöhle aufhebt. Mangelhafte Vereinigung des dorsalen und ventralen Theiles der Zwerchfellsanlage auf einer Seite führt zur Bildung einer angeborenen Zwerchfellsspalte, durch welche Darmschlingen aus der Bauchhöhle in die Brusthöhle eindringen können (angeborene Zwerchfellshernie).

Uskow unterscheidet bezüglich der Entwicklung des Diaphragmas bei den verschiedenen Wirbelthieren sechs Typen. Beim ersten Typus (Kaninchen) und beim zweiten Typus (Mensch) sind der ventrale und der dorsale Theil vollständig entwickelt und besitzen einen musculösen Antheil; beim Kaninchen ist das Diaphragma vom Pericardium vollständig getrennt, während beim Menschen ein Theil des Diaphragmas mit dem Herzbeutel verwachsen bleibt. Beim dritten Typus (Huhn) enthält das Diaphragma keine Muskeln, und sein ventraler Theil ist ganz in den Bestand des Pericardiums aufgegangen. Beim vierten Typus, wohin die Eidechse und der Frosch zu rechnen sind, ist der dorsale Abschnitt der Zwerchfellsanlage nur unvollkommen ausgebildet; hieher sind auch die Fälle von angeborener Zwerchfellsspalte beim Menschen zu zählen. Beim fünften Typus (Ammocoetes, Myxine) findet *Uskow* das Zwerchfell auf der Entwicklungsstufe des Septum transversum stehen, der ventrale Abschnitt bildet mit einem Theile des Pericards ein einheitliches Ganzes. Zum sechsten Typus gehören die Teleostier, bei denen der dorsale Theil des Diaphragmas ganz fehlt.

Entwicklung der Lymphdrüsen.

Die früheren ungenauen Kenntnisse über den Bau und die Function der Lymphdrüsen veranlassten, dass man die Anlage dieser

Drüsen als einen Plexus von Lymphgefässen betrachtete. *Engel* glaubte, dass die Lymphdrüsen nur aus den Sprossen der sich windenden Lymphgefässe gebildet werden. Mit der genaueren Kenntnis des Baues der Lymphdrüsen wurde auch die Entwicklung dieser Gebilde erschlossen. *Sertoli* machte zuerst Mittheilungen über Untersuchungen über die Entwicklung der Lymphdrüsen im Mesenterium bei Säugethierembryonen. *Chiewitz* studierte die Entwicklung der Leistendrüsen des Menschen und die Mesenterialdrüsen von Säugethieren.

Bei dreimonatlichen menschlichen Embryonen ist an den Leistendrüsen die Rindensubstanz von der Marksubstanz zu unterscheiden, da in der letzteren bereits Hohlräume auftraten. Die Zellen der einzelnen Drüsen besitzen granulierte Kerne. Bald sieht man auch eine Zunahme von lymphoiden Zellen, welche von verschiedener Grösse sind und gegen den Hilus zu grösser erscheinen als in der Corticalsubstanz. Jede Drüse ist durch einen Spaltraum von dem umgebenden Gewebe getrennt, welcher nach *Chiewitz* von einigen querverlaufenden Fäden durchsetzt wird.

Beim Rinde sieht man nach *Sertoli* am ausgebildeten Mesenterium die Lymphdrüsen in einer mehr oder weniger zu der Darmschlinge parallelen Richtung gelagert. Durchschnitte durch die Lymphdrüsen bei Embryonen (Rindsembryonen von drei Zoll Länge) zeigen nichts als Längsräume, welche sich einerseits gegen den Darm, andererseits gegen die Wurzel des Gekröses erstrecken. Diese Räume findet man von einer an Kernen reichen Masse umgeben, die in einer gallertigen, aus embryonalem Bindegewebe bestehenden Masse liegen. Diese Räume communicieren untereinander, was man auf dünnen Schnitten nicht immer zu Gesichte bekommt. Die Räume sind die angelegten Lymphräume oder Lymphgefässe. Die kernhaltigen Elemente um dieselben bilden das Epithelium dieser primitiven Lymphbahnen.

In späteren Entwicklungsstadien vermehren sich die Mesenchymelemente in der Umgebung der Lymphräume; die Lymphräume erhalten dadurch eine unregelmässige Gestalt, und es entstehen Mesenchymzüge zwischen den Lymphbahnen, welche die Trabekel darstellen. Jener Theil der Drüse, in dem die Räume am grössten sind, entspricht dem Hilus, der andere bildet die Grundlage für die Corticalsubstanz. Bald bildet sich an der Peripherie

der Drüse eine dünne Schichte, faserig in tangentialer Richtung zur Drüse: ihre Elemente werden spindelförmig und bilden die Drüsenkapsel.

Bei der Grössenzunahme der Drüse treten zahlreiche Elemente auf, die als Lymphocyten die ganze Drüse bis zu den Lymphräumen ausfüllen. In späteren Stadien erfolgt das Auftreten der Lymphsinus, der Vasa afferentia und efferentia etc.

Entwicklungsgeschichte des inneren Keimblattes.

Das Entoderm bildet die innere Auskleidung der embryonalen Darmhöhle. Seine Zellen sind anfangs bei niederen Wirbelthieren wenig von den Zellen des umgebenden Dotters verschieden. Bei den höheren Wirbelthieren, besonders bei den Amnioten, unterscheiden wir einen Abschnitt des Entoderms, der den dorsalen Theil der eigentlichen Darmhöhle auskleidet, und einen nicht in Zellen getheilten Abschnitt, welcher in die Dotterblase übergeht. Die dorsal gelegenen Zellen werden flach und breit, die übrigen Zellen behalten ihre Cylinderform bei und enthalten Dotterkörnchen. Die Cylinderzellen gehören der Area opaca, die flachen Zellen der Area pellucida an. Wenn späterhin der einmal angelegte Darm selbständig zu werden beginnt, so nehmen die flachen Zellen an Höhe zu. Bei den pigmentreichen Thieren besitzen die das Lumen der Darmhöhle begrenzenden Zellen schon frühzeitig an der dem Darm zugekehrten Seite Pigment (*F. Winkler*).

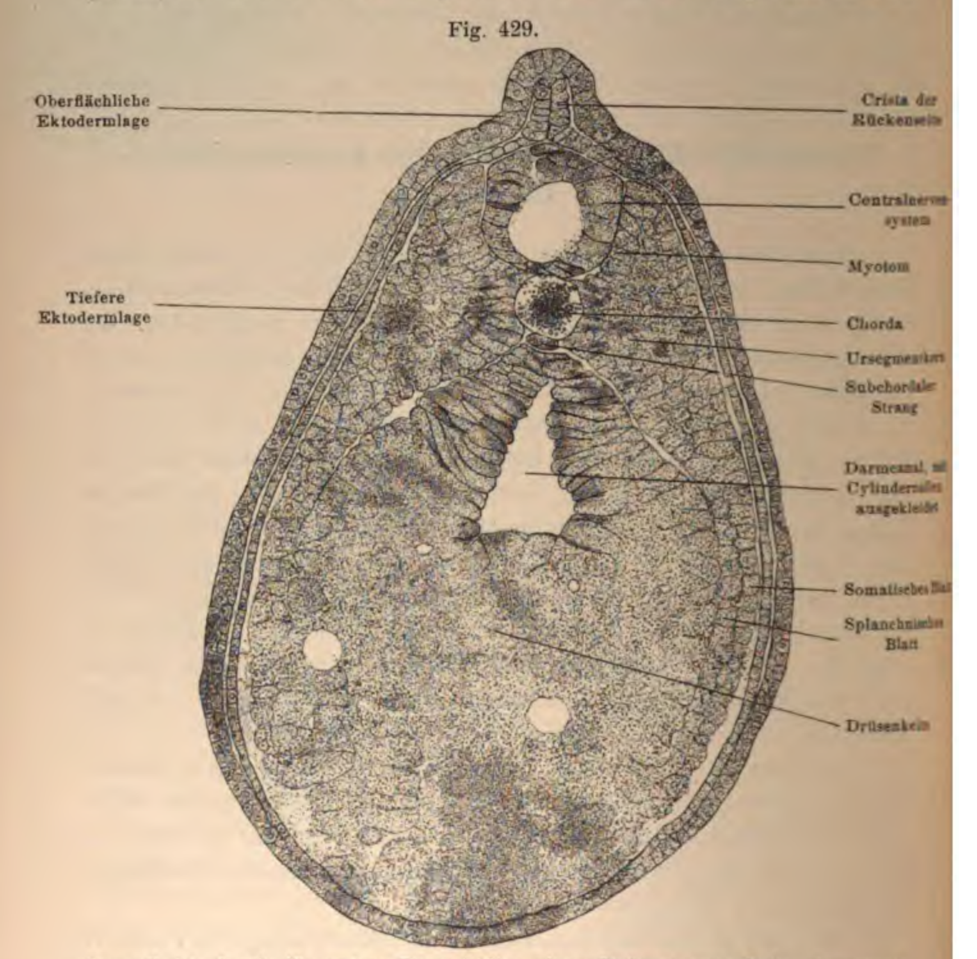
Im ganzen Gebiete des Darmtractes finden wir das Cylinderepithel erhalten; nur an jener Stelle, wo sich die Rachenhaut bildet, wird das Cylinderepithel niedriger und erscheint mehr cubisch, so dass es nach dem Durchbruche der Rachenhaut direct in das Epithel der Mundhöhle übergeht.

Man pflegt das Entodermrohr in drei Abschnitte, den Vorderdarm, den Mitteldarm und den Schwanzdarm, einzutheilen. Der Vorderdarm vereinigt sich nach Durchbruch der Rachenhaut mit der Mundhöhle. Der Mitteldarm entspricht dem Gebiete der offenen Darmpforte der Amnioten. Der Schwanzdarm wird, wie wir schon früher anführten, bei der Bildung der Schwanzkappe angelegt.

Die aus dem Entoderm hervorgehenden Elemente geben die Grundlage für das Epithel des gesammten Darmcanales

mit Ausnahme der Mundhöhle, ferner aller jener Anhangsgebilde des Darmes, welche aus dem ursprünglichen Darmrohr hervorgehen; so bilden sie das Epithel der Trachea, der Bron-

Fig. 429.



Querschnitt durch die untere Körperhälfte eines Embryos von Bufo cinereus in der Höhe des Schwanzes.

chien und der Alveolen, das Epithel der Gallenwege und der Pankreasgänge, sowie sämmtlicher secernierenden Drüsen des Darmtractes; das Entoderm liefert auch das Drüsengewebe in der Leber und die Drüsenelemente des Pankreas. Die entodermalen Gebilde gehen in vorgerückteren Embryonalstadien zur

Bildung der Wandungen mit den mesodermalen Elementen Verbindungen ein, sowohl mit Mesenchymgebilden, als auch mit Mesothelgebilden.

Als isoliertes Stück des Entoderms ohne Betheiligung der Mesodermelemente bildet sich durch Abschnürung von der dorsalen Wand des Darmrohres (nach *Goette* und *Balfour* bei sämmtlichen Ichthyopsiden) ein Strang von vorübergehendem Charakter aus; er wird als subchordaler Strang bezeichnet. Bei den Elasmobranchiern besitzt er zwei Abschnitte, den einen am Kopfe, den anderen am Rumpfe. Der subchordale Strang löst sich nach der Ausbildung der Aorta von der Darmwandung vollständig ab, so dass er durch die Aorta vom Darme getrennt wird. Er ist auffallend kleiner als die Chorda.

Wir haben das Vorkommen des subchordalen Stranges auch bei den Batrachiern (Fig. 429) beobachtet. Bei Accipenser persistiert er nach *Salensky* und *Bridge* während des ganzen Lebens als Subvertebralligament.

Bevor wir zu den Umgestaltungen des vom Entoderm gebildeten Darmrohres übergehen, erscheint es zweckmässig, die Entwicklung der Mundhöhle im Zusammenhange zu besprechen, da sie den wenn auch nicht zum Entodermgebiete gehörenden Zugang zum Darmrohre bildet.

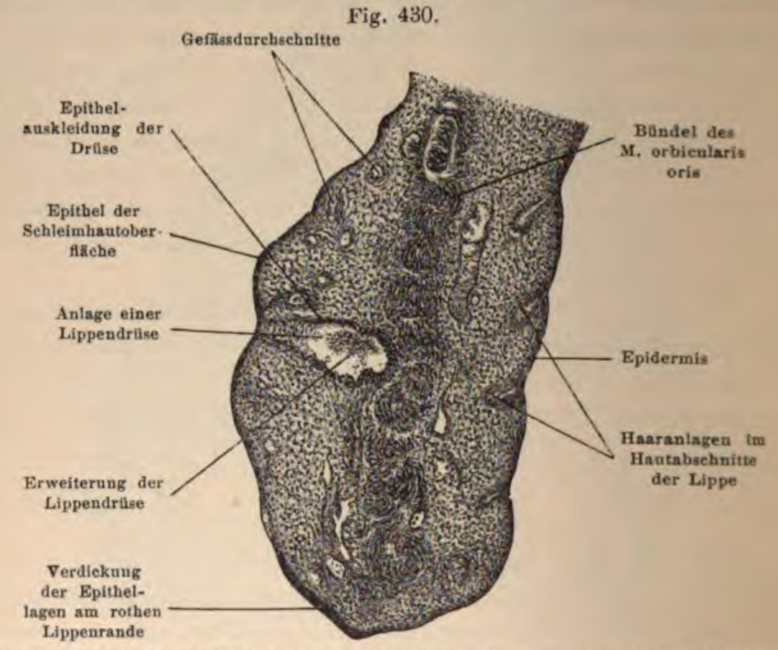
Die Mundhöhle.

Ueber die erste Entstehung der Mundhöhle haben wir bereits oben bei der Besprechung der Gesichtsbildung das Wichtigste angeführt. Ihre äussere Begrenzung geht aus den Elementen des ersten Kiemenbogens hervor; wenn die paarigen, die Mundhöhle begrenzenden Stücke sich vereinigt haben, so geben die mesodermalen Elemente der Kiemenbögen die Anlagen für die knorpeligen, bindegewebigen und musculösen Gebilde, welche sich in der Wandung der Mundhöhle befinden, und die ektodermalen Elemente geben das Substrat für die Epithelformationen, die Drüsen und für die Nervenendigungen.

Die äussere Form des Mundes ist anfangs mehr polygonal und bildet dort, wo die Kiemenbögen aneinander stossen, einen Winkel, dort wo der Processus orbitalis vom horizontalen Aste des ersten Kiemenbogens abzweigt, liegt je ein seitlicher Winkel. Später wird die Mundöffnung mehr der Quere nach verzogen, indem zwei parallele

Wülste am Eingange der Mundöffnung, sowohl in der Oberkiefer- als auch in der Unterkieferregion, auftreten. Diese beiden Parallelwülste sind durch eine Furche von einander getrennt, der äussere Wulst entspricht der Lippe, der innere Wulst entspricht dem Zahnwulste der Gingiva. Die Oberlippe ist früher als die Unterlippe isoliert. Die Wange entspricht jener Stelle, an der sich der Oberkieferfortsatz vom horizontalen Kiemenbogenaste abzweigt. Die

Fig. 430.



Sagittalschnitt durch die Unterlippe eines 7·5 *cm* langen menschlichen Embryos.

Zellen, welche anfangs die Lippen bekleiden, sind in der Tiefe cubisch und gehen nach aufwärts in glatte Zellen über. Das Stratum lucidum der Epidermis, welches sonst Uebergangsformen zur Verhornung darstellt, verschwindet in der Lippe (*Minot*). Die Schleimdrüsen an der Innenseite der Lippe entwickeln sich später als die Speicheldrüsen, nach *Kölliker* etwa im vierten Monate der menschlichen Embryonalentwicklung. Die Lippendrüsen der Embryonen haben in den ersten Stadien ihrer Entwicklung eine zierliche Gestalt, indem der ganze, von Bindegeweben dicht umschlossene Drüsenkörper eine zierliche Rosette von 8—10 Drüsenkölbchen bildet.

Bei menschlichen Embryonen von 7·5 *cm* Länge sind die Anlagen der Lippendrüsen deutlich zu sehen (Fig. 430); sie unterscheiden sich von den Anlagen der Haare und der anderen Drüsen an der Haut dadurch, dass sie von Anfang an erweiterte, von der tiefsten Lage des Schleimhautepithels ausgekleidete Höhlungen darstellen. Sie erhalten sowohl an der tiefsten Bucht wie auch an den seitlichen Wänden Aussackungen, so dass bei 16 *cm* langen menschlichen Embryonen ein Hauptausführungsgang mit seitlichen Sprossen und dazwischen liegendem Bindegewebe zu sehen ist (Fig. 431).

Fig. 431.

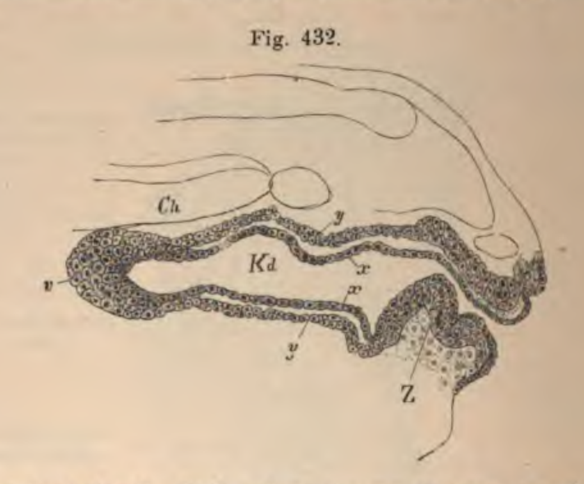


Sagittalschnitt durch die Unterlippe eines menschlichen Embryos von 16 *cm* Länge, bei stärkerer Vergrösserung.

Das Epitrichium auf der Oberfläche der Lippe verschwindet bald, ist aber noch bei 13—14tägigen Kaninchenembryonen an der Stelle der zukünftigen Lippe vorhanden. Während der Zeit der Lippenbildung formiert sich ein zarter Gewebszug von succulentem Bindegewebe von der Lippe zur Zahnleiste, dessen epithelialer Ueberzug ähnlich dem der Lippe ist. Dieser Gewebszug ist die Anlage der Gingiva, welche frei von Drüsenentwicklung ist. In weiter vorgerückten Entwicklungsstadien zeigen sich Epitheleinsenkungen in die Bindegewebsschichte, besonders in der Wangenregion; sie werden von einigen Autoren als rudimentäre Zahnanlagen angesehen, doch können sie auch Rudimente von Drüsenanlagen darstellen.

Aus den Elementen der Mundhöhle entsteht bei allen Wirbelthieren in der Nähe des dorsalen Theiles der Rachenhaut als Ausstülpung aus dem Ektoderm der Hypophysengang, welcher die Mundhöhle mit der von der Kuppe der Darmkrümmung abgeschnürten Hypophysentasche (vgl. S. 166) verbindet; diese Tasche (*Rathke*'sche Tasche) legt sich, wie wir oben beschrieben haben, mit ihrer hinteren Wand an das Infundibulum des Gehirns an und gestaltet sich in einem Haufen von kleinen gewundenen Schläuchen (Hypophysenschläuche) um. Nach

Fig. 432.



Längsschnitt durch die Mundhöhle eines jüngeren Embryos von Bufo cinereus. *Kd* Mundhöhle, von zwei Zellenlagen ausgekleidet; *x* innere und *y* äussere Zellenlage; *v* tiefste Stelle der Mundbucht, an der beide Zellenlagen in Form einer Verdickung vereinigt sind; *Z* Tuberculum impar als Anlage der Zunge; *Ch* Chorda dorsalis (vorderstes Ende).

Gaupp entsteht die Hypophysis aus dem Mundepithel, in dem sich eine grössere Mittelknospe und zwei längliche Lateralknospen und so eine dreifache Hypophysenanlage entsteht; die Mittelknospe tritt mit dem Infundibulnm des Zwischenhirns in Verbindung; die Lateralknospen gehen zwar auch eine Beziehung zum Gehirn ein, sie lösen sich aber bald als solide Epithelkörper von der eigentlichen Hypophyse los.

Hinten von der Hypophysentasche befindet sich eine kleine Vertiefung im Epithel der Mundbucht, welche man als Gaumentasche (*Selenka*) oder als *Seessel*'sche Tasche bezeichnet. Im

Winkel zwischen der *Rathke*'schen und der *Seessel*'schen Tasche inseriert sich die Rachenhaut, welche schräg nach vorne und unten zieht.

An jener Stelle, wo die horizontalen Aeste des ersten Kiemenbogens aneinander stossen, bildet sich an der Innenseite ein kleiner Höcker, welcher zwischen den Enden des Mandibular- und Hyoidbogens liegt und von *His* als Tuberculum impar bezeichnet wurde; diese Prominenz stellt die erste Anlage der Zunge (Fig. 432) dar. Es bildet anfangs eine durch eine mässig tiefe Furche nach beiden Seiten abgegrenzte flache Erhebung, die an Breite und Länge ziemlich rasch zunimmt. Dieses Gebilde ist die Anlage für den der Mundhöhle angehörenden Theil der Zunge, den man mit *His* den Zungenkörper nennen kann. Der vordere Rand des sich ausdehnenden Gebildes schiebt sich als Zungenspitze über den Unterkiefer hinweg und setzt sich durch eine einspringende Furche von ihm ab. Der hintere Rand wird von der Zungenwurzel überlagert und gabelig umgriffen. Es entsteht somit nach *His* die Zunge aus einer oberen und einer unteren Anlage; erstere kommt durch die Emporwölbung des primären Mundhöhlenbodens zu Stande, letztere durch das Zusammentreffen der Wülste vom zweiten und dritten Kiemenbogenpaar; die untere Anlage wird als Zungenwurzelanlage bezeichnet.

Das den vorderen Theil der Zunge darstellende Tuberculum impar gestaltet sich später zum papillentragenden Theil der Zunge um. Aus der hinteren Anlage bildet sich der papillenfreie und der mit Balgdrüsen und Schleimdrüsen versehene Theil der Zunge. An der Vereinigungsstelle der oberen und der unteren Anlage ist eine nach vorne offene V-förmige Furche zu sehen; an diese Furche legen sich in späteren Stadien die Papillae circumvallatae an. An der Spitze der Furche erhält sich das Foramen coecum, ein Rest jener Spalte, welche von der Zungenoberfläche her in die Schilddrüsenanlage geführt hat. Der Körper und die Spitze der Zunge übertreffen bald an Grösse den Zungengrund; im dritten Monate beginnt die Entwicklung der Papillen, indem sich zuerst in der unter dem Epithel gelegenen bindegewebigen Masse die Anlagen der Cutispapillen zeigen und dann erst die Epithelformationen an den Papillen ausbilden. Die Zungenpapillen zeigen sich bei Wiederkäuern schon in der sechsten bis siebenten Woche; die Gestalt der Zunge bei

den verschiedenen Wirbelthieren, wie die flache Zunge bei den Raubthieren, entwickelt sich erst später und scheint von der Grösse der Zunge nicht unbeeinflusst zu sein. An der unteren Fläche der Zunge der Fleischfresser bildet sich als Zungenseptum ein fibrös-musculöser Strang von unten her.

Bei menschlichen Embryonen von sechs bis sieben Monaten sind an den Papillae circumvallatae Geschmacksknospen zu finden; sie liegen mehr an der freien Oberfläche, während sie beim Erwachsenen im Walle liegen; erst nach der Geburt nehmen sie im ersten Lebensjahre an Zahl zu.

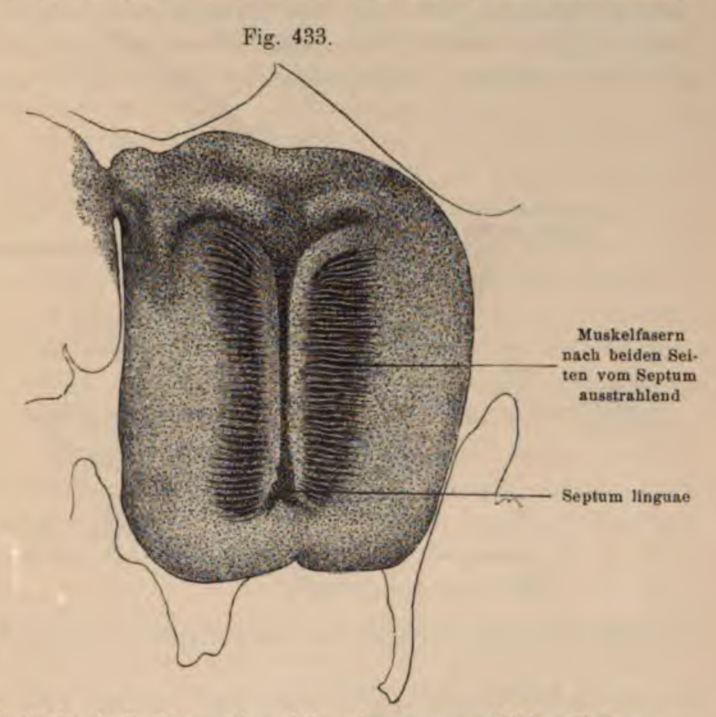
Die Schleimdrüsen der Zunge ebenso wie die in der Mundhöhle und im Pharynx, sowie die anderweitigen Schleimdrüsen im Respirationstracte bilden sich von Anfang an als hohle röhrenförmige Gebilde aus der tiefsten Zellenlage der die Schleimhaut bedeckenden Epithelialgebilde; anfangs stehen die Cylinderzellen mehr bogenförmig und bilden dadurch einen mechanischen Widerstand gegenüber den anliegenden Mesenchymgebilden, welche dementsprechend mehr an den seitlichen Theilen an Dicke zunehmen, wodurch die erste Vertiefung der Drüsenanlage eingeleitet wird. Die seitlichen Sprossen scheinen in ähnlicher Weise zu entstehen, weshalb auch die ersten seitlichen Abzweigungen bei den Schleimdrüsen sowohl wie bei den Speicheldrüsen in ihrem distalen Theile auf dem Durchschnitte als rundliche Auftreibungen zu sehen sind; die Schleimdrüsen werden später als die Speicheldrüsen angelegt. Sie unterscheiden sich von den acinösen Drüsen der Hautoberfläche dadurch, dass die Anlage der tubulösen Drüsen von Anfang an hohl erscheint. Die Mesenchymgebilde an der Zungenbasis bilden ein reticuläres Netz; im achten Embryonalmonate treten Lymphkörperchen dazwischen und bilden so die Balgdrüsen der Zunge, welche anfangs als adenoides Gewebe zusammenhängen und sich später in einzelne Zellhaufen theilen.

Die Musculatur der Zunge erscheint erst, wenn die Zunge bereits in ihrer ganzen Ausdehnung angelegt ist; es treten zuerst die querliegenden Fasern auf (Fig. 433), dann kommen die Längsfasern unter dem Epithel; anfangs herrscht das zwischen den einzelnen Fasern liegende Bindegewebe vor, und erst allmälig kommt es zur normalen Anordnung des Bindegewebes.

Von den Speicheldrüsen erscheint zuerst die Glandula submaxillaris, ungefähr bei sechswöchentlichen menschlichen

Embryonen und bei 20 *mm* langen Schweinsembryonen. Die Parotis tritt später auf und zuletzt die Sublingualis. Jede Speicheldrüse erscheint als eine selbständige Bildung, indem die tiefste Lage des Epithels in der Mundhöhle in ähnlicher Weise wie die Drüsen im Allgemeinen in die Bindegewebsschichte der Schleimhaut hineinragt, so dass sich an dem Ende der anfangs

Fig. 433.

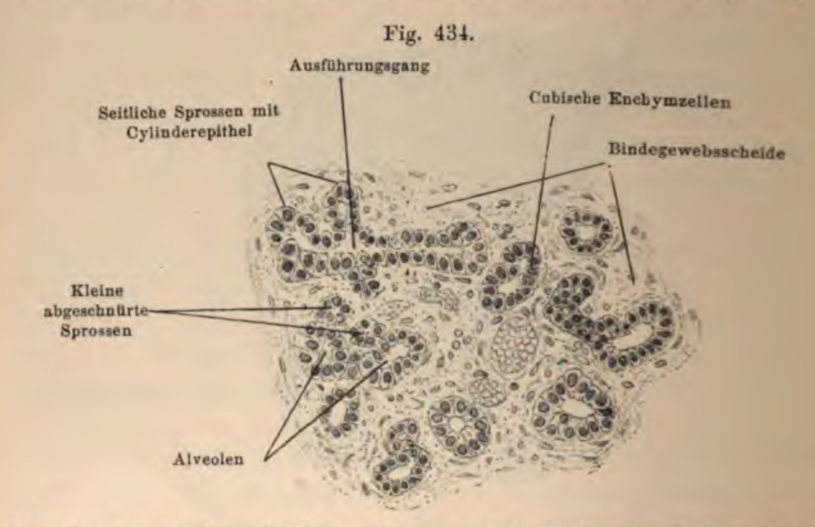


Längsschnitt durch die Zunge eines 1·6 *cm* langen menschlichen Embryos.

cylindrischen Röhrenfortsetzung mehrere Aeste ausbilden (*Chiewitz*). Mit der Ausbildung der zwischen die Drüsenanlagen hineinziehenden Bindegewebszüge kommt es dazu, dass das Bindegewebe über die Drüsensubstanz prävaliert. Die einzelnen Drüsenalveolen werden von cubischem Epithel ausgekleidet (Fig. 434). Die Endsprossen zeigen sich häufig mit abgelösten kernhaltigen Epithelzellen ausgefüllt. Die Alveolen erscheinen an guten Präparaten im Allgemeinen hohl. Später sieht man einzelne Zellen der Drüsenelemente sich vergrössern und zu Becherzellen umformen.

während andere kleiner bleiben und von den Becherzellen überragt werden; die kleineren Elemente scheinen auch die Grundlage der halbmondförmigen Zellen abzugeben. Zwischen die Verästelungen der Drüsensubstanz ziehen mit dem Bindegewebe Gefässe hinein. Mit der Zunahme der Drüsenzweige und des Zwischengewebes werden einzelne Läppchen abgegrenzt, welche sich wieder selbständig vergrössern können. Die vom Ausführungsgange entfernt liegenden Drüsenanlagen werden erst ziemlich spät mit einem Lumen versehen und behalten verhältnismässig lange ihre ursprüngliche

Fig. 434.



Querschnitt der Anlage der Parotis eines neunwöchentlichen menschlichen Embryos.

Structur bei. *Chiewitz* spricht noch von den aus 11—13 Drüsenanlagen bestehenden Glandulae alveolinguales, welche beim Menschen in der zwölften Woche zwischen der Submaxillardrüse und der Sublingualdrüse auftreten.

Kehrer hat sowohl in der Mundhöhle neugeborener Kälber als auch im Amnioswasser Schleim gefunden; *Rittersheim* behauptet, dass der Speichel erst nach der sechsten Woche des Extrauterinlebens seine saccharificierende Eigenschaft erhalte. Die Versuche, welche *Moriggia* mit Speicheldrüsen von Rinderembryonen ausführte, beweisen, dass der Speichel im Embryonalleben noch keine specifische Wirkung besitzt. Freilich behaupten andere, dass auch der Speichel Neugeborener bereits Stärke in Dextrin umwandeln könne.

Zu derartigen Untersuchungen stellt man entweder Infuse von der Parotis, oder man lässt durch leicht gepresste Schwammstückchen den Speichel aus der Mundhöhle aufsaugen und verwendet das so gewonnene Material zum Studium.

Im Gebiete des Zungengrundes, im Cavum pharyngonasale und in der Nasenschleimhaut entwickelt sich (beim Menschen im dritten bis vierten Embryonalmonate) unter dem Epithel im reticulär angelegten Bindegewebe die Grundlage der adenoiden Substanz, welche sich erst in den letzten Embryonalmonaten in einzelne Zellhaufen zu sondern beginnt. Die Lymphkörperchen in diesem Gewebe sind aus den Blutgefässen ausgewandert; wie schon oben erwähnt, kommt diese Auswanderung bei Embryonen leichter und öfter zu Stande als bei Erwachsenen. Im Bereiche des zweiten Kiemenbogens findet sich im vierten und fünften Monate des menschlichen Embryonallebens an der Stelle, wo sich die Tonsillen ausbilden, eine seitliche Vertiefung, welche auffallend weiter ist als die Anlage der Schleimdrüsen; sie wird vom Ektoderm der Mundrachenhöhle ausgekleidet. Von diesen seitlichen Vertiefungen gehen Bildungen von Schleimdrüsen aus, und in dem Gewebe des Mesenchyms treten Lymphkörperchen in grösserem Masse auf als an anderen Stellen. Bald erscheinen neben der ursprünglichen Vertiefung mehrere derartige Einsenkungen, und das Epithel zeigt an der Peripherie solide Sprossen (Tonsillenknospen), in welche hinein sich später die Höhlung der Tonsillenanlage erstreckt (*Stöhr*). Die Lymphkörperchen nehmen an Zahl zu und ordnen sich um gewisse Keimcentra herum an. Das Epithel auf der Oberfläche der Tonsille ist bereits im dritten Monate geschichtet; mit der Ausbildung der Schleimdrüsen und des Lymphdrüsengewebes ist die Entwicklung der Tonsille abgeschlossen.

An allen Stellen der Schleimhaut, wo Lymphfollikel (periphere Lymphdrüsen) liegen und die Follikel durch Zwischengewebe von einander getrennt erscheinen, sehen wir das adenoide Gewebe ursprünglich als eine ausgebreitete Masse angelegt werden, in welcher sich erst allmälig einzelne Zellhaufen abgrenzen.

Die am harten Gaumen vorspringenden Querleisten (Gaumenleisten) sind beim menschlichen Embryo kräftiger entwickelt als im Extrauterinleben, indem die regelmässige Reihenanordnung all-

mälig verschwindet. Nach *Wiedersheim*, der die Gaumenleisten bei Katzenembryonen aus Einzelpapillen hervorgehen sah, entsprechen sie einem Reste von Gaumenzähnen.

Entwicklung der Zähne.

Die Zähne des Menschen und der Säugethiere gehören zu jenen Geweben, welche aus dem äusseren und mittleren Keimblatte ihr Bildungsmaterial beziehen. Sie ragen entweder von Anfang an über das Niveau der Oberfläche empor, oder sie schieben sich im Verlaufe der Entwicklung von einer vertieften Stelle aus in die Höhe. Die Hornzähne verschiedener niederer Wirbelthiere und die Hautzähne (Plakoidschuppen) der Selachierembryonen sind nach *Hertwig* als verknöchernde Hautpapillen anzusehen; solche Zähne überkleiden bei vielen niederen Thieren die Kiemenbögen, die Mundhöhle, den Schlund und zum Theile auch die Hautoberfläche.

Die Larvenzähne der Batrachier wurden von *Vogt, Bambeke, Kölliker, Eilhard Schulze, Leydig, Keiffer, Gutzeit* und *Jarisch* untersucht. Die Hauptzähne der Froschlarven liegen als ein paar derbe, stumpfwinkelig nach der Fläche gebogene Hornscheiden auf den Querwülsten des Ober- und Unterkiefers; die Nebenzähne finden sich als Reihen feiner Stifte auf seitlichen, den Lippenwülsten angehörenden Papillen. Die Nebenzähne ragen mit etwas nach hinten gerichteten, schwach gebogenen äusseren Enden frei aus dem geschichteten Plattenepithel hervor. Die Zähne stellen sich als helmartige Gebilde dar, welche nach aufwärts in einen nach rückwärts gebogenen, mit kleinen Zacken versehenen Zapfen übergehen (Fig. 435). An den Hauptzähnen wird der scharfe obere Rand durch eine einzige Reihe von Stiftchen gebildet, welche sich seitlich so aneinander legen, dass sie eine zusammenhängende wallartige Zahnkrone bilden. Jedes Stiftchen besteht aus einer nach hinten übergebogenen Zellenreihe, deren Biegung etwas hakenförmig ist. Die Larvenzähne gehen aus der allmälig von unten nach oben fortschreitenden Verhornung der Epithelzellen hervor; die älteren sind tief dunkelbraun, die jüngeren rauchgrau gefärbt; in den obersten Schichten findet sich körniges Pigment (Fig. 436), welches nach *Jarisch* durch die Thätigkeit der ektodermalen Zellen selbst entstanden ist.

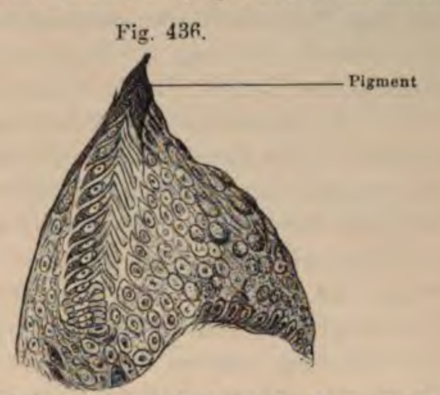
Die Epithelzellen, welche bei der Plakoidschuppe den mesodermalen Gebilden anliegen, wachsen zu langen Cylindern aus, welche sich zur Schmelzmembran umbilden (Fig. 437). Bald darauf

Fig. 435.



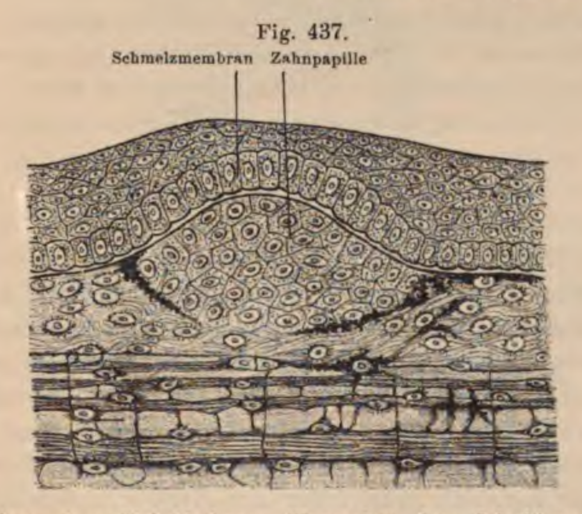
Entwickelter Hauptzahn einer Larve von Rana esculenta, nach *Jarisch*.

Fig. 436.



Senkrechter Durchschnitt durch die Matrix eines Hauptzahnes einer 12 *mm* langen Larve von Rana esculenta, nach *Jarisch*.

Fig. 437.



Jüngste Anlage einer Plakoidschuppe (Hautzahn) eines Selachierembryos, nach *Hertwig*.

zeigt sich, dass sämmtliche Gebilde, welche die Anlage eines Hautzahnes bilden, zu Hartgebilden transformiert werden. Diese Art von Zähnen bildet sich aus drei verkalkten Geweben, welche jede eine besondere Anlage besitzen; das Zahnbein bildet sich aus Mesenchym-

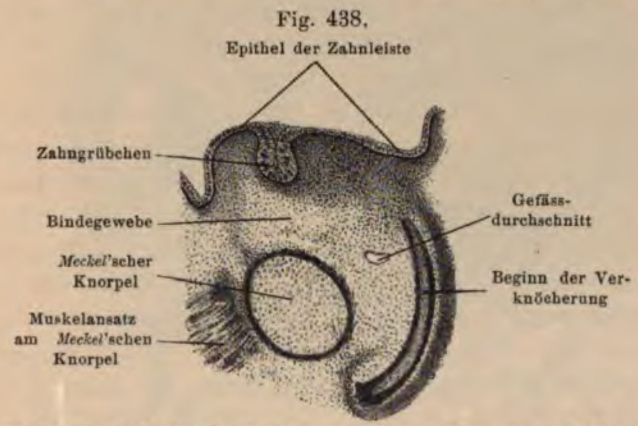
gebilden der Papille (Odontoblastenschichte), der Schmelz entsteht aus den Elementen des die Hautpapille bedeckenden Ektoderms, und aus dem Bindegewebe der Umgebung geht der Cement auf dem Wege der Verknöcherung hervor.

Aus einem Theile der Papillen, deren Bindegewebsmassen nicht verknöchern, entsteht eine Art blutgefässreichen Gewebes, welches der Pulpa dentis entspricht. Von dieser Bildungsweise der Plakoidschuppen ist die Entstehung der Zähne an den Kieferrändern der Selachier verschieden; sie bilden sich nicht an der Oberfläche, sondern aus der Zahnleiste, deren Epithelzellen am Kieferrande verdickt erscheinen und in die Gesammtmasse eingefurcht liegen. Die Zähne, welche zur Zerkleinerung der Nahrungsmittel dienen, entstehen aus bindegewebigen, von Epithel überzogenen Papillen, welche nicht an der Oberfläche, sondern in grösserer Zahl in Epithelvertiefungen am Unterkiefer liegen; die tiefsten Papillen sind die jüngsten, während die gegen die Oberfläche liegenden in der Entwicklung weiter vorgeschritten sind. Aehnlich wie die Hautpapillen der Epidermis liegen sie theils hintereinander, theils nebeneinander. Bezüglich der Verwendung des Materiales zu den bleibenden Zähnen gilt dasselbe, was oben von den Plakoidschuppen angeführt wurde. Während die Zähne an der Oberfläche ausgebildet sind und im Verlaufe der Verwendung abgenützt werden, wachsen die tiefer liegenden nach, um die oberflächlichen abgestossenen zu ersetzen. Da bei diesen Thieren der Zahnwechsel unbeschränkt ist (Polyphyodonten), treten im Verlaufe des Lebens Bildungsprocesse auf, welche einem Zahnersatze entsprechen.

Da bei den Säugethieren und beim Menschen der Zahnwechsel nur einmalig ist, so finden wir regelmässig nur zwei Zahnanlagen (Diphyodonten); bei ihnen bilden sich die Zähne am Alveolarrande des Unterkiefers auf einer continuierlichen bogenförmigen Leiste (Zahnleiste), deren Epithel verdickt ist und an dem Kieferrande den Zahnwall darstellt. Die Zahnleiste der höheren Wirbelthiere legt sich sehr frühzeitig, lange vor der Anlage der Knochen, etwa gleichzeitig mit dem *Meckel*'schen Knorpel an. *Röse* wies aber beim Menschen eine Anlage von rudimentären Papillen vor der Einsenkung der Zahnleiste in das Mesoderm nach. Entsprechend der Anzahl der Zähne trägt der Zahnwall eine Furche (Zahnfurche), auf welcher zwischen dem 50. und 65. Tage (*Robin, Margilot*) einzelne Einsenkungen (Fig. 438) auftreten (Zahngrübchen).

An jedem Zahngrübchen sind sämmtliche Zellenreihen der Epithelschichte gegen die Mesenchymgebilde vertieft, deren Zellen in Form einer Papille von der lingualen Seite her dem Epithel entgegenwachsen, so dass die Epithelschichte vorgestülpt wird und mit seiner convexen Oberfläche gegen den Kieferrand ragt. Das Epithel der Papille geht in das seitliche Epithel über; da auf der Papille zunächst die Cylinderzellen der *Malpighi*'schen Schichte aufliegen und diese ihre Cylinderform deutlich bewahren, sogar auf der Papille höher werden, so treten sie auf den Schnittpräparaten gegenüber den anderen Epithelzellen deutlich hervor. Die Zellen der *Malpighi*schen Schichte, welche seitlich von der Zahnpapille in der Tiefe

Fig. 438.

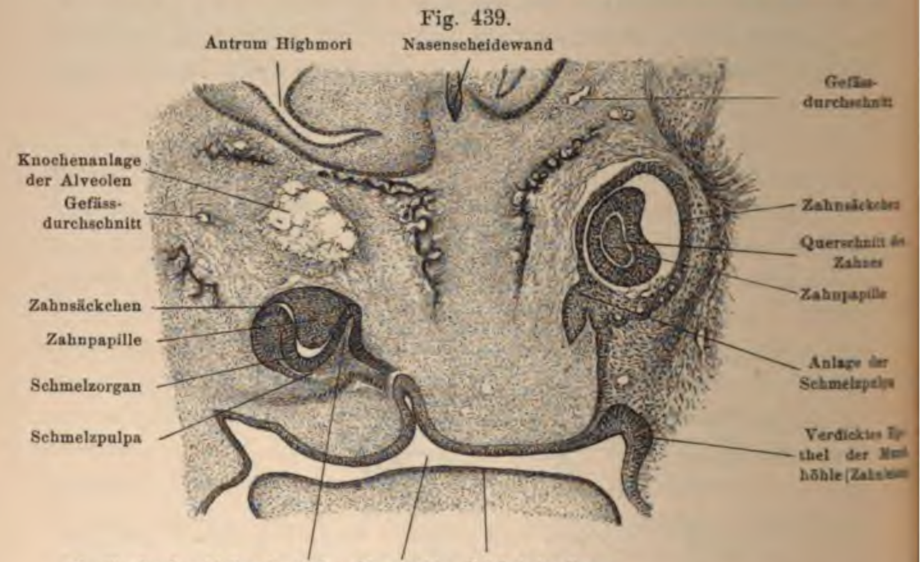


Querschnitt durch den Unterkiefer eines etwa 2 *cm* langen menschlichen Embryos.

gelegen sind, werden niedriger und setzen sich in die niedrigen Zellen des ganzen Zahngrübchens bis an die äussere Oberfläche des Kieferrandes fort. Durch das Entstehen der Zahnpapille aus Mesenchymgebilden erfährt die ursprüngliche Zahnfurche eine Veränderung, indem sich unter der Schleimhaut lingualwärts ein Zahnsäckchen (Fig. 439) ausbildet, an welchem sämmtliche Elemente enthalten sind, welche zur Bildung des Milchzahnes einbezogen werden. Die Epithelzellen, welche früher auf der Oberfläche des Kiefers lagerten, gelangen stellenweise in die Tiefe, um die Papillen zu bedecken; die interpapillären Zellen an der Zahnleiste sind aber nicht mit der Fähigkeit ausgestattet, dieselben Veränderungen durchzumachen, wie diejenigen Zellen, welche in die Tiefe des Kiefers als Papillenbedeckung rücken. Die Cylinderzellen der Epithelschichte, welche

die Zahnpapillen direct bedecken, werden Schmelzzellen (Ameloblasten) genannt; sie werden immer mehr in die Länge gezogen, hängen mit einander nach Art der Stachelzellen in der Haut zusammen und bilden einen zierlichen Epithelüberzug, dessen Elemente deutliche Kerne zeigen; über ihnen liegen zerstreut die übrigen Zellen der Epidermis, welche mit den wandständigen Cylinderzellen des Zahnsäckchens die sogenannte gallertige Schmelzpulpa (Fig. 439) bilden. Wenn die Schmelzzellen eine längsgestreckte Gestalt an-

Fig. 439.



Durchschnitt durch die Zahnanlagen im Oberkiefer eines 4 *cm* langen Kaninchenembryos.

genommen haben, verkalken sie und erhalten an ihrer gegen die Papille zugekehrten Fläche kleine Fortsätze (*Tomes*'sche Fortsätze). Es geht somit der Zahnschmelz durch Umbildung und Verkalkung aus Epithelzellen hervor. Die übrigen Epithelzellen platten sich ab, unterliegen einem Verhornungsprocess und bilden die Cuticula des Zahnes. Während sich diese ausbildet, geht die Schmelzpulpa zugrunde. Nach *Malassez* können einige Zellgruppen als isolierte, aus Epithelzellen bestehende Massen im Zahnsäckchen zurückbleiben. Die Schmelzpulpa ist im fünften bis sechsten Monate sehr stark entwickelt und nimmt von da angefangen bis zur Geburt ab; ihre

Abnahme steht in gleichem Verhältnisse mit der Vergrösserung der Zähne. Während der Entwicklungsvorgänge am Schmelzorgane wird die aus Mesenchymelementen angelegte Schmelzpapille allmälig grösser und erhält eine besondere Form, wie sie den Formen der Schneidezähne und der Backenzähne entspricht. Sie erhält Gefässverzweigungen, welche sowohl innerhalb der Papille als auch in deren Umgebung liegen. An ihrer Oberfläche entstehen eine Reihe von Zellen, welche länglich werden (*Boll*) und geschwänzt erscheinen; diese Zellen führen den Namen Odontoblasten und sind Mesenchymzellen, welche an der Oberfläche der Papillen gelagert sind. Sie sind durch ihre Fortsätze theils unter einander, theils mit den Zellen der Papille vereinigt, die Fortsätze verlängern sich, und es tritt zwischen den Odontoblasten und dem Schmelzorgane eine nicht verkalkte Schichte auf.

Hier mögen die Angaben von *Klaatsch* Erwähnung finden, dass das Zahngewebe ebenso wie das Knochengewebe aus ektodermalen Elementen hervorgehe; er belegt deshalb Osteoblasten und Odontoblasten mit dem Namen Skleroblasten.

Der Verkalkungsprocess beginnt an der Oberfläche an der Grenze des Schmelzes und schreitet allmälig gegen die Papille zu fort; es bilden sich von der Papille neue Odontoblasten, welche unverkalktes Dentin bilden; allmälig verkalkt das neugebildete Dentin, und auf diese Weise schreitet die Bildung des Dentins vorwärts. Unverkalkte Partien von Dentin, wie sie sich im ausgebildeten Zahne finden, stellen die Interglobularräume in der Dentinsubstanz vor. Die Grundsubstanz des Dentins ist nach *Waldeyer* ein Product des Protoplasmas der Odontoblasten; wenn die Dentinbildung abgeschlossen ist, so geht die regelmässige Anordnung der Odontoblasten verloren; die Fortsätze schwinden, und die Zellen nehmen eine rundliche oder eiförmige Gestalt an. Das Dentin entwickelt sich in der Zahnkrone ebenso wie in der Zahnwurzel.

Das Dentin wird als modificierte Knochensubstanz angesehen, während die Cementsubstanz durch Umwandlung des Bindegewebes in Knochen entsteht; das Cement geht aus jenem Theile des Bindegewebes hervor, welcher das Zahnsäckchen bildet. Die innere Lage des Zahnsäckchens, welche dem Dentin näher liegt, geht in die Cementbildung ein, die äussere Lage wird zum Periost. Im Cement finden sich zahlreiche *Sharpey*'sche Fasern.

Die periostale Verknöcherung der Milchzähne findet während des fünften Monates der menschlichen Embryonalentwicklung statt.

Während der Entwicklung der Milchzähne entsteht zungenwärts eine neue Zahnanlage, welche dem Ersatzzahne entspricht, in Form einer neuen Epithelsprosse (secundärer Schmelzkeim), welche sich in ähnlicher Weise entwickelt, wie die Anlage des Milchzahnes. Beim menschlichen Embryo findet man die Anlage eines bleibenden Zahnes bereits zu Anfang des fünften Monates. Der erste Molarzahn legt sich nach *Roese* in der 17. Woche an; im sechsten Monate nach der Geburt entsteht die Anlage des zweiten Molarzahnes; die Anlage des Weisheitszahnes entsteht in Form einer in der Einstülpung auftretenden Papille ungefähr im dritten bis fünften Lebensjahre.

Derjenige Theil des Zahnes, welcher von einer knöchernen Höhle umgeben ist und in der Alveole liegt, wird als Wurzel bezeichnet; der Canal in der Wurzel (Wurzelcanal) kann entweder dauernd weit bleiben, wie wir dies bei den Schneidezähnen der Nagethiere und den Hauern des Schweines (Zähne mit offener Wurzel) sehen, oder der Wurzelcanal verengert sich nach Bildung des Zahnes allmälig und vermindert dadurch die Ernährung des Zahnes (Zähne mit geschlossener Wurzel).

Beim Fortschritte der Wurzelbildung durchbricht der Zahn die Decke des Wurzelsäckchens und ragt aus dem Zahnfleische heraus; nach dem Durchbruche bildet sich das Wurzeldentin und die Cementhülle des Zahnes wird vollendet.

Nach *A. v. Brunn* erstreckt sich das Schmelzorgan an einem in der Entwicklung begriffenen Zahne nicht blos so weit als sich später Schmelz bildet, sondern es überkleidet über die Schmelzgrenze hinauswuchernd nach und nach den gesammten Zahnkeim bis zu der Wurzelspitze hin; zuerst dringt das Schmelzorgan vor, und dann erst bildet sich an seiner Innenseite die die Ablagerung des Dentins einleitende Odontoblastenanlage. Ueberall, wo Dentin entsteht, hat vorher nach *v. Brunn* eine mit dem Schmelzorgan in Verbindung stehende Epithelscheide bestanden, welche späterhin in Folge der Durchwachsung von Seite der sich bildenden Wurzelhaut zerstört wird.

Nach der Vertheilung des Schmelzes unterscheidet man schmelzkappige, schmelzhöckerige und schmelzfaltige Zähne. Bei

den schmelzkappigen Zähnen (Schneidezähne, Eckzähne) wird der Schmelz als kappenartige Bedeckung einfacher Papillen gebildet. Bei den schmelzhöckerigen Zähnen (Molarzähne) sind die Papillen an ihrer Oberfläche getheilt, und auf jedem Höcker bilden sich Schmelz und Dentin aus und confluieren miteinander. Bei den schmelzfaltigen Zähnen ziehen Fortsetzungen des oberflächlichen Schmelzes (Schmelzbleche) in die Tiefe, so dass die Papille stark getheilt wird; daneben bilden sich auch Dentinfaltungen; das Osteocement, welches sich aus dem Bindegewebe des Zahnsäckchens bildet, ragt in die eingestülpten Schmelzfalten (Osteocementpulpa) und bildet mit den Schmelzblechen auf der Kaufläche halbmondförmige Figuren von brauner Farbe.

Serres hat beim menschlichen Embryo an der Oberfläche des Zahnfleisches hirsekorngrosse, mit Lichtungen versehene Körperchen gesehen (Glandulae tartaricae), und *Henle* hat sie für transitorische Schleimdrüsen gehalten; sie scheinen aber nur epitheliale Reste des Schmelzkeimes zu sein (*Kollmann*, *Malassez*, *Zuckerkandl*).

Nach den Untersuchungen von *Baume*, *Roese* und *Zuckerkandl* entstehen beim Erwachsenen manchmal schmelzlose Zahnrudimente aus Ueberresten der epithelialen Zahnleiste; sie kommen an der labialen Kieferfläche und nicht an der lingualen Fläche zur Ausbildung und werden als Ueberbleibsel einer dritten Dentition angesehen; man fasst sie als Rückschläge der Säuger zu den niedrigeren Formen der Vorfahren auf.

Thymusanlage.

Aus den Arbeiten von *Born*, *Froriep*, *Stieda*, *Capobianco*, *Pierson*, *Kölliker*, *His*, *Katschenko*, *Renan*, *de Meuron* ist zu entnehmen, das im Gebiete der dritten Kiemenspalte sich eine Verdickung des Ektoderms zeigt, welche ventralwärts in einer Schlundfurche gelegen ist und sich zu einer schlauchförmigen Anlage gestaltet, welche an ihrem hinteren Ende durch Sprossung traubenförmig wird; bald setzt sich die Sprossung auf die ganze Ausdehnung des Organes fort, so dass sich die Anlage der Thymus als ein mit Sprossen versehenes Epithelialgebilde präsentiert. Die Zellen der ersten Thymusanlage stammen somit aus dem Ektoderm des Schlundgebietes. Nach

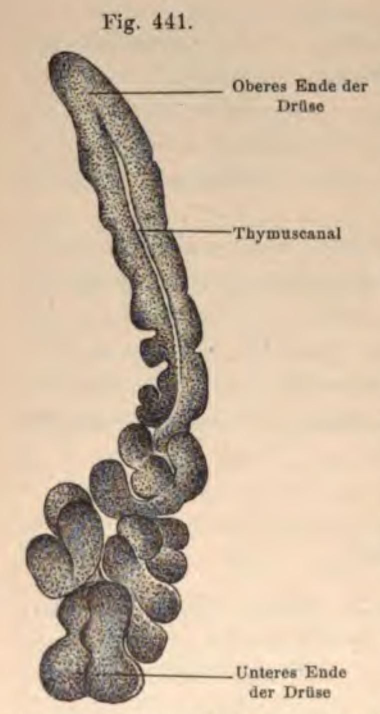
Katschenko ist die Thymus theils ektodermalen und theils entodermalen Ursprungs. Zu dieser ersten Anlage kommen die umliegenden Mesen-

Fig. 440.



Querschnitt durch das untere Ende der Thymus eines 16 Tage alten Kaninchenembryos, nach *Kölliker*.

Fig. 441.



Thymus eines Kaninchens von 16 Tagen, 86mal vergrössert, nach *Kölliker*.

chymelemente und die Blutgefässe, welche das Organ umgeben und zwischen die einzelnen traubenförmigen Auswüchse hineinwuchern. Dieser Vorgang findet in einer solch extensiven Weise statt, dass die ektodermalen Bestandtheile mehr zurücktreten; gleichzeitig kommt es zur Neubildung von Lymphocyten aus dem Mesenchym, welche sich stellenweise anhäufen und die Lymphfollikel bilden. Die Epithelreste dagegen bleiben nach *Maurer* nur als concentrische Körperchen angeordnet (*Hassal*'sche Körperchen). Die einzelnen Läppchen der Thymus erhalten ihre Abgrenzung durch das umhüllende Bindegewebe, welches in der Tiefe des Organes in der Begleitung von Gefässen weiter hineinrückt. Die ursprünglich vorhandene Höhlung schwindet, es tritt aber an ihrer Stelle in späteren Stadien durch Dehiscenz ein neuer Hohlraum auf. Beim Hühnchen beginnt die Entwicklung am vierten Bruttage, und am fünften bis sechsten Tage bildet die Thymus einen länglichen Körper; bei Schweinsembryonen von 35 *mm* Länge sieht man am

ganzen Organ Epithelialknospen; beim Kaninchenembryo von 16 Tagen finden sich nach *Kölliker* noch Reste des ursprünglichen Hohlraumes (Fig. 440) und eine traubenförmige Verzweigung des unteren Endes des Organes, ein Zustand, wie er beim menschlichen Embryo in der zwölften Woche auftritt (Fig. 441).

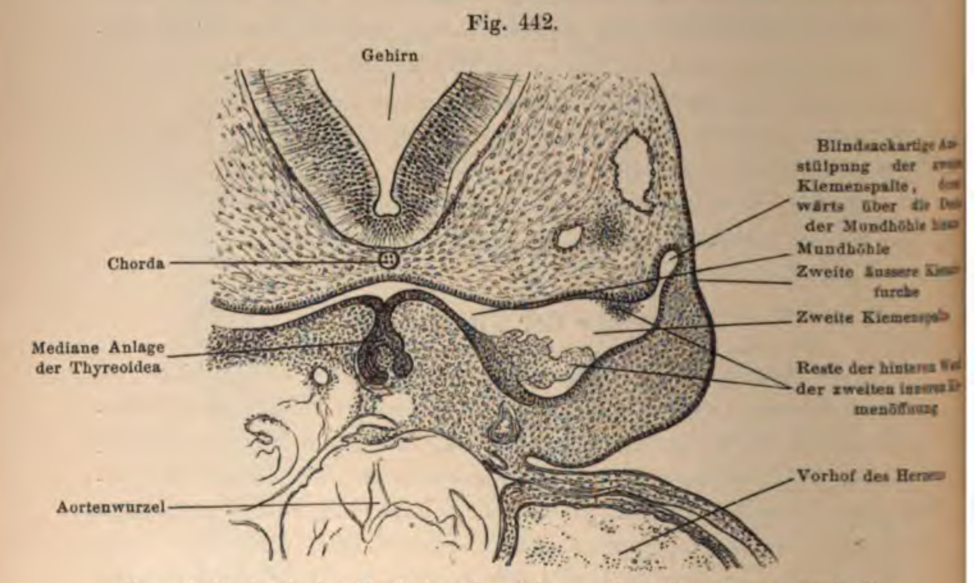
Die *Hassal*'schen Körperchen sind anfangs rundliche Blasen mit cubischem Epithel, welche von Leukocyten umgeben werden; später verlieren die Epithelzellen ihre Contouren und nehmen eine concentrische Anordnung an; diese Zellen fallen zum grossen Theile der Resorption anheim, welche an dem unteren Theile der Thymus beginnt und allmälig gegen den Kopftheil vorschreitet. Man findet daher am Kopftheile in einer gewissen Zeit der Entwicklung mehr concentrische Körperchen als am entgegengesetzten Ende; bei Carnivorenembryonen bilden sich aus den epithelialen Resten bewimperte Blasen, welche, wie es namentlich bei jungen Kätzchen deutlich zu sehen ist, als Anhänge der Thymusdrüse erscheinen.

Anlage der Thyreoidea.

Die Schilddrüse, welche beim erwachsenen Wirbelthiere als isolierte Drüse erscheint und mit den übrigen Gebilden der Mundrachenhöhle nicht in Verbindung steht, hängt im Embryonalleben mit der Schlundwand ventralwärts zusammen. Die Stelle der Verbindung entspricht dem hinter der Zunge liegenden Vorsprunge zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen und liegt beim Erwachsenen an jenem Theile der Zungenoberfläche, an dem sich das Foramen coecum befindet. Das Foramen coecum ist somit der Rest der Abgangsstelle der ersten unpaaren Schilddrüsenanlage. Diese unpaare oder mediane Schilddrüsenanlage entsteht früher als die seitlichen Theile und entspricht dem mittleren Lappen der ausgebildeten Drüse (Fig. 442). Die Seitenlappen entstehen als paarige schlauchförmige Aussackungen der Schlundwand, dem vierten Kiemenbogen entsprechend (Fig. 443). Die erste Anlage besitzt also eine epitheliale Grundlage und ein mesenchymales Substrat, welche beide von den Kiemenbögen herrühren; da die Kiemenbögen vom Epithel des Ektoderms bedeckt sind, so ist das Epithel der Schilddrüse als ektodermal anzusehen, obzwar *Remak* und einige andere Autoren das Epithel für entodermal halten.

Mit der Lehre über die Entwicklung der Schilddrüse beschäftigten sich *Remak, Kölliker, Born, His, Dohrn, Stieda, Wölffler, Piersol, de Meuron* u. A. Bei den Ascidien wurde ein rinnenförmiger Divertikel an der Ventralseite des Kiemensackes beschrieben, welcher von zwei seitlichen Falten begrenzt wird. Das Divertikel bleibt gegen den Kiemensack offen. Eine ähnliche Rinne hat *W. Müller* beim Amphioxus nachgewiesen; die Rinne verengert sich allmälig und steht durch einen schmalen Gang zwischen der dritten und vierten

Fig. 442.



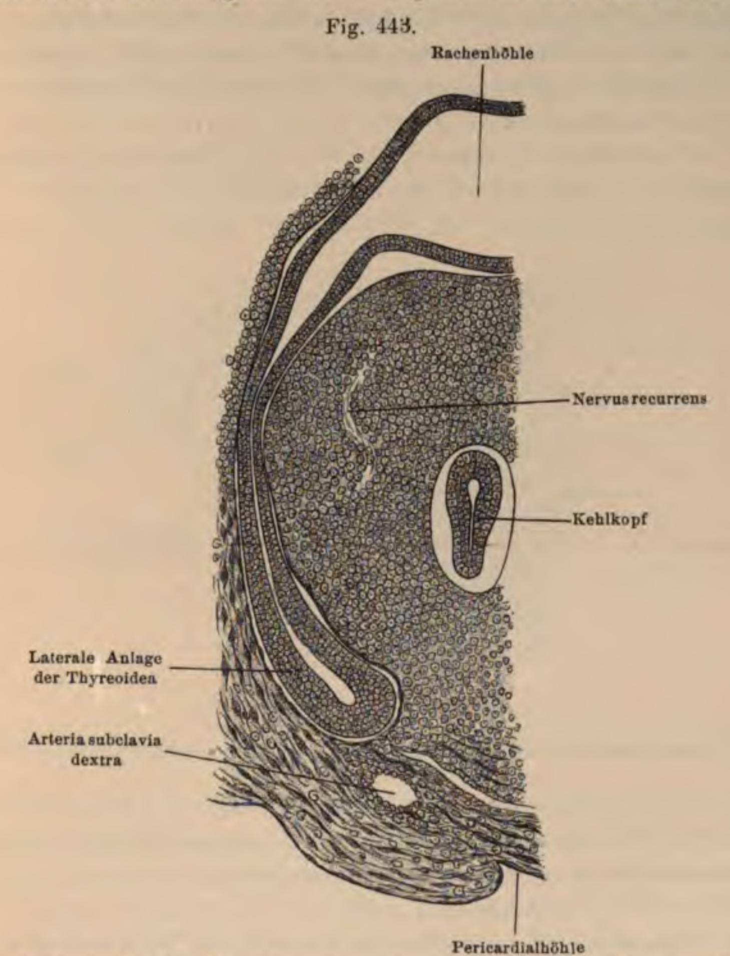
Querschnitt durch den Kopf eines 7 *mm* langen Schweinsembryos, nach *Born.*

Visceralspalte mit der Rachenhöhle in Verbindung; beim fertigen Thiere ist diese Verbindung verschwunden. Bei der Larve von Petromyzon, den Ammocoetes, findet sich eine weite Communication der Schilddrüse mit dem Schlundlumen, so dass die Thyreoidea das Aussehen eines rinnenförmigen Schlunddivertikels hat, das sich von der zweiten bis zur vierten Kiemenspalte erstreckt (*Dohrn*); beim ausgewachsenen Petromyzon schnürt sich das Organ vom Schlunde ab und zeigt Follikelhaufen, wie sie bei den übrigen Wirbelthieren zu beobachten sind.

Nach *W. Müller* zeigt sich beim Hühnchen die erste Anlage der Schilddrüse in der Mitte des dritten Tages der Bebrütung. An

der Stelle, wo die beiden vordersten Kiemenarterien aus dem Stamme entspringen, liegt eine birnförmige, gegen die Theilung der Arterien gerichtete Ausbuchtung des Schlundepithels in der Mitte der vor-

Fig. 443.



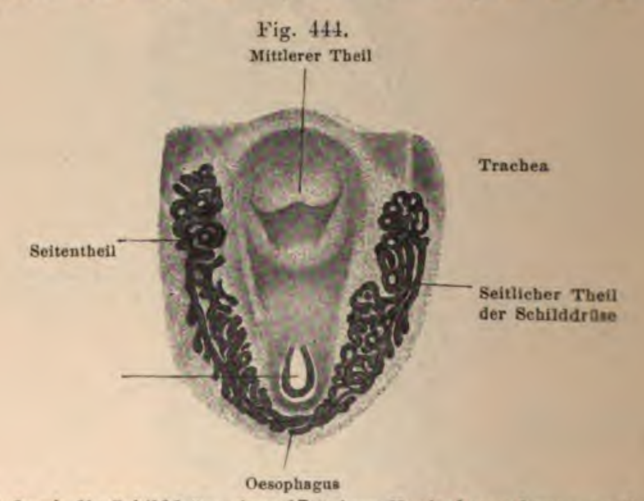
Querschnitt durch die Thyreoideaanlage eines 18 *mm* langen Schweinsembryos, nach *Born*.

deren Schlundwand; sie ist mit einem dünnen, aus spindelförmigen Zellen bestehenden Ueberzug versehen, welchen *Müller* von der Adventitia der vordersten Kiemenarterien herleitete. In späteren Stadien ist die Schilddrüse eine rundliche, von Cylinderepithel ausgekleidete Blase, welche mit dem Schlundepithel durch einen Cy-

linderepithel tragenden Gang in Verbindung steht. Am Ende des dritten Bebrütungstages fand *Remak* die Schilddrüsenanlage als einen kleinen, runden, undurchsichtigen Fleck über dem Aortenende des Herzens, welcher von einer Verdickung des Darmdrüsenblattes herrührt und sich bald zu einem blasenförmigen Gebilde abschnürt, das an der Bauchfläche des Embryos genau in der Mittellinie oberhalb des Herzens liegt.

Bei den Elasmobranchiern tritt die Drüse frühzeitig als Schlunddivertikel auf, welches sich bis zur Abgangsstelle der beiden Mandibulararterien erstreckt; bei Scyllium und Torpedo ist die Anlage

Fig. 444.



Querschnitt durch die Schilddrüse eines 17tägigen Kaninchenembryos, nach *Kölliker*.

solide, bei Acanthias mit einem Lumen versehen. Bei den Amphibien besitzt sie bei ihrem ersten Auftreten eine doppelte Epithelwandung, wahrscheinlich der doppelten Lage von Zellen entsprechend, welche das Ektoderm der Amphibien bilden.

Nach *His* wird beim Menschen durch die Verschmelzung der paarigen Zungenbeinanlage ein Hohlraum abgeschnürt, aus welchem eine Epithelblase hervorgeht; diese Epithelblase entspricht der mittleren Schilddrüsenanlage von *Born*. Letzterer hat die seither mehrfach bestätigte Angabe gemacht, dass eine unpaare und eine paarige Schilddrüsenanlage vorhanden ist, von denen die mittlere Anlage beträchtlich kleiner ist als die seitlichen Anlagen (Fig. 444); die seitlichen Anlagen, welche aus dem Epithel des vierten Kiemenbogens

entstehen sollen, vereinigen sich mit der mittleren Anlage vollständig. Die Verschmelzung erfolgt bei Schweinsembryonen von 20—22 *mm* Länge (Fig. 445), beim Menschen in der siebenten Woche des Embryonallebens. Nach einem Befunde bei einem 9·1 *mm* langen menschlichen Embryo nahm *His* an, dass die mittlere Anlage schon vor der Vereinigung mit den beiden Seitenanlagen zwei seitliche Hörner entwickle, welche zum Theile das Material für die Bildung der Seitenlappen abgeben.

Von diesen ursprünglichen Anlagen entstehen neue, anfangs

Fig. 445.



Rechte Hälfte der Schilddrüse eines 21·5 *mm* langen Schweinsembryos, nach *Born*.

solide und später hohl werdende Sprossen, die durch das Einwuchern des Mesenchyms in Bläschen isoliert werden; die Bläschenbildung erfolgt in unregelmässiger Weise, so dass reife und minderreife Theile neben einander gelagert sind (*Lustig*).

Aus neueren Mittheilungen von *His* geht hervor, dass sich das Zungenbein in den Ductus thyreoglossus hineinschiebt, in der Weise, dass dessen oberer Antheil vor dem Körper des Zungenbeines, der untere Antheil unter dem Zungenbeine beginnt. Dieser Befund würde erklären, warum die aus dem oberen Theile des Ductus thyreoglossus hervorgehenden Nebenschilddrüsen und Cysten vor dem Zungenbeine liegen, der Processus pyramidalis der Schilddrüse aber sich hinter dem Zungenbeine inseriert. Uebrigens

stellt *Kanthaek* den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der Thyreoidea und des Foramen coecum in Abrede.

van Bemmelen hat bei Selachierembryonen hinter den Kiemenspalten Epithelderivate der centralen Schlundwand aufgefunden. die er Suprapericardialkörper nannte und die mit den von *de Meuron* bei der Eidechse und den Anuren beschriebenen Thyreoides accessoires übereinstimmen dürften; sie entsprechen den Nebenschilddrüsen der Säugethiere, bei denen sie meist mit der mittleren Drüsenanlage verwachsen.

Das Darmrohr.

Das Darmrohr pflegt in drei Theile, Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm, eingetheilt zu werden; der Vorderdarm und der Hinterdarm stellen schon frühzeitig blind endigende Röhren dar, während der Mitteldarm ventralwärts offen ist und mit der Nabelblase communiciert. Später schliesst sich auch der Mitteldarm, und es bleibt als einzige offene Partie die Ausgangsstelle des Darmstieles (Ductus omphaloentericus) übrig.

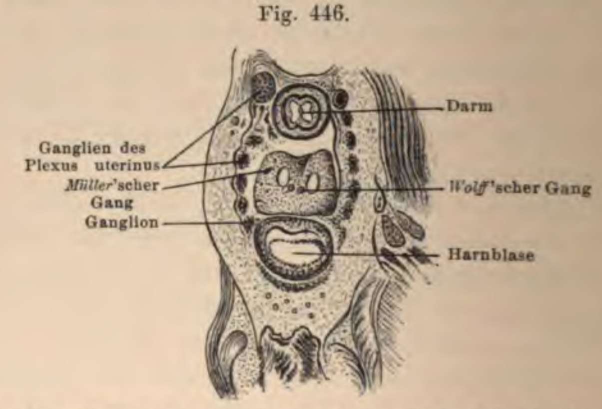
Der Vorderdarm wird anfänglich von der Mundbucht, welche sich als ein ektodermaler Blindsack anlegt, durch die Rachenhaut getrennt; die Rachenhaut erstreckt sich von der Wölbung des Unterkieferfortsatzes bis zur Decke des Mundrachenraumes und bildet hier zwei Buchten, von denen die vordere als *Rathke*'sche Tasche, die hintere als *Seessel*'sche Tasche bezeichnet wird. Die Rachenhaut ist ein vergängliches Gebilde; nach ihrem Schwunde öffnet sich die Mundbucht frei in das Darmrohr; ihre Ansatzstelle wird durch einen zwischen den beiden Taschen liegenden Vorsprung gekennzeichnet.

Dadurch, dass sich innerhalb des Vorderdarmes eine sagittale Leiste bildet, trennt sich ein vorderer und ein hinterer Röhrenabschnitt; ersterer wird zum Respirationstract, letzterer zum Digestionsschlauch; der Anfang der die beiden Abschnitte trennenden Leiste liegt unterhalb der dritten Schlundfurche und markiert die Stelle des künftigen Kehlkopfeinganges. Das untere Ende des vorderen Röhrenabschnittes, der späteren Trachea, stellt einen kurzen, nach vorne gerichteten Blindsack dar, welcher dicht hinter dem unteren Ende des Vorhofes liegt und zur Lungenanlage wird. Der hintere Röhrenabschnitt des Digestionsschlauches wird zum Oesophagus, und die unterhalb des Leistenendes liegende Partie

des Darmrohres erweitert sich und wird zum Magen. Das auf die Magenanlage folgende engere Stück (Duodenalanlage) erhält eine dorsalwärts gerichtete Ausbiegung und steht mit dem Lebergange und mit dem Pankreas in Verbindung. Während der Entwicklung des Embryos verlängern sich Trachea und Oesophagus, so dass die Lungenanlage und die Magenanlage tiefer treten. Der Magen der höheren Thiere geht dabei aus der verticalen Stellung in eine schräge Lage über, weil bei der Verlängerung der Speiseröhrenanlage der Fundus tiefer hinabsteigt als der Pylorus.

Unterhalb der Einmündung des Leberganges in das Duodenum beginnt der Mitteldarm, der den Mesenterialdarm und den Dick-

Fig. 446.



Durchschnitt eines 18 Tage alten Kaninchenembryos, in der Höhe des Plexus uterinus.

darm umfasst. Der Mesenterialdarm bildet eine lange, ventralwärts gerichtete Schlinge, deren Scheitel aus dem Nabel hervorragt und den Ductus omphaloentericus absendet.

Der Hinterdarm legt sich in Form eines Blindsackes an, welchen man als Bursa pelvis bezeichnet; ihr parallel zieht, durch einen Wulst getrennt, ein enger Gang, der sich als Allantoisgang in den Bauchstiel fortsetzt. Der Allantoisgang zeigt frühzeitig in seinem Anfangstheile eine Ausweitung zur Harnblasenanlage (Fig. 446). In den ventralen Theil der Seitenwand münden die *Wolff*'schen Gänge ein. Die Bursa pelvis trennt sich bei fortschreitender Entwicklung in einen vorderen und einen hinteren Schenkel; der vordere Schenkel wird zum Urogenitalschlauch, der hintere Schenkel zum Rectum. Der vordere Schenkel bleibt mit

den *Wolff*'schen Gängen und mit der Nierenanlage in Verbindung.

Zwischen dem Ende der Bursa pelvis und der Steissspitze des Körpers bildet sich ein Einschnitt, der die Afteröffnung darstellt (Fig. 447).

Fig. 447. Fig. 448.

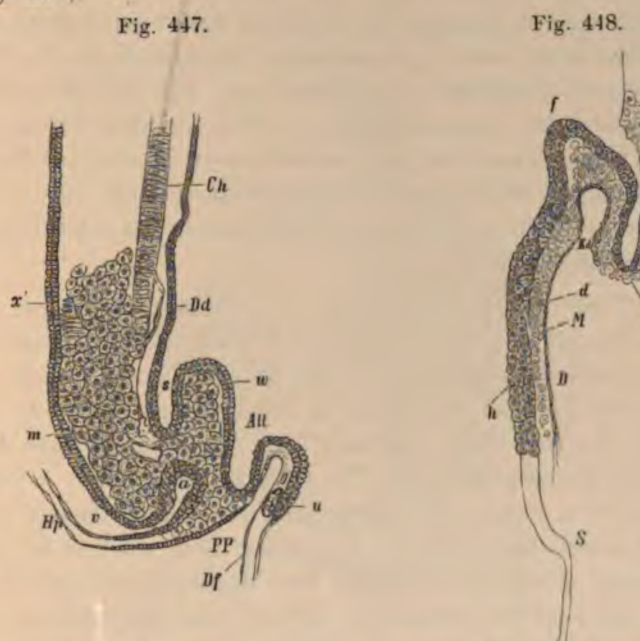


Fig. 447. Längsschnitt durch das Schwanzende eines zwei Tage alten Hühnerembryos. *Ch* Chorda dorsalis; *x'* Ektoderm; *m* Mesoderm; *Hp* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *Dd* Entoderm; *s* Schwanzdarm; *All* Allantois; *w* Wulst zwischen Schwanzdarm und Allantois; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *v* Amnioshöhle; *u* Gefässdurchschnitt.

Fig. 448. Längsschnitt durch den Kopf- und Schwanztheil eines Hühnerembryos zu Anfang des zweiten Tages. *f* Erste Biegung; f_1 zweite entgegengerichtete Biegung der Keimanlage; *h* Ektoderm; *M* Mesoderm; *d* Entoderm; *D* Darm des Embryos; *Kd* Vorderdarm; *S* Schwanztheil, an welchem die Krümmung später auftritt als am Kopfe.

Der Vorderdarm bildet ein Röhrenstück, welches gegen die Dotterhöhle offen ist, gegen das Kopfende blindsackartig endet (Fig. 448). Wir bezeichnen mit dem Namen des Vorderdarmes jene Höhle und die sie umgebenden Elemente am Vordertheile des Embryos, aus welcher wir den Oesophagus, Magen, Duodenum, Leber, Lunge, Trachea hervorgehen sehen.

Das blindsackförmige Ende des Vorderdarmes grenzt an die tiefste Stelle der Mundrachenbucht. Da, wo die Mundhöhle und der Vorderdarm aneinanderstossen, ist während einer kurzen Zeit des frühen Embryonallebens die Communication beider durch ein membranartiges Gebilde unterbrochen, das man als Rachenhaut bezeichnet. Am vierten Brüttage beim Huhne findet ein Durchbruch dieser Membran statt; die so hergestellte Längsspalte ist die Verbindung zwischen Vorderdarm und Mundbucht und wird Rachenspalte genannt. An Längsschnitten von Bufo cinereus beobachtet man an der Uebergangsstelle des Vorderdarmes in die Mundbucht eine wulstförmige Verdickung der Epithelauskleidung. An dieser Stelle kommt es zu einem vollständigen Uebergange des Darmdrüsenblattes in das äussere Keimblatt.

Dieser Theil des Darmes zeichnet sich dadurch aus, dass aus ihm einige Divertikel gebildet werden, welche die Grundlage zu physiologisch wichtigen Organen liefern; da eines dieser Organe die Respiration des Thieres vermittelt, so wird dieser Abschnitt des Darmes auch als respiratorischer Tract bezeichnet. Beim Amphioxus reicht der respiratorische Tract bis zu jener Stelle, wo sich die Leber in Form eines Divertikels anlegt. Nach *Gegenbaur* umfasst der respiratorische Abschnitt auch jenen Theil, welcher bei den höheren Thieren die Speiseröhre und den Magen bildet. Der Nerv, welcher an die Kiemen heranzieht, versorgt dementsprechend die Wandungen des Oesophagus und des Magens. Bei den Ascidien gehört der Athemsack dem respiratorischen Abschnitte des Darmes an.

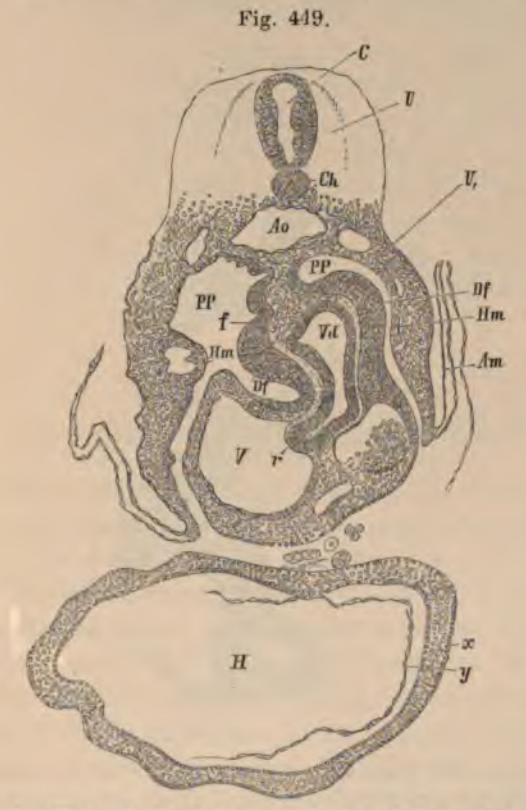
Nach einigen Autoren wird auch die Schilddrüse und die Thymus dem respiratorischen Abschnitte des Darmes zugezählt, während wir diese Organe aus dem Gebiete der von den Kiemenbögen begrenzten Mundrachenhöhle ableiten.

An Querschnitten des Vorderdarmes der frühesten Stadien beobachtet man, dass derselbe im Querdurchmesser beim Säugethiere und Huhne grösser ist, als im Durchmesser von oben nach unten. Später, sobald die Amniosfalte den Kopftheil des Embryos bedeckt und das Herz unterhalb des Vorderdarmes liegt, wird an dem unteren Drittel des letzteren der Durchmesser von oben nach unten länger, so dass der Querschnitt des Vorderdarmes nahezu

einem Dreiecke gleicht, dessen Winkel mehr oder weniger abgerundet sind, und dessen breite Basis der Chorda zugewendet ist.

Bei einigen Thieren, wie bei der Lacerta muralis, sind die seitlicher Ausbuchtungen, also jene Stellen, wo die Lungenanlage

Fig. 449.

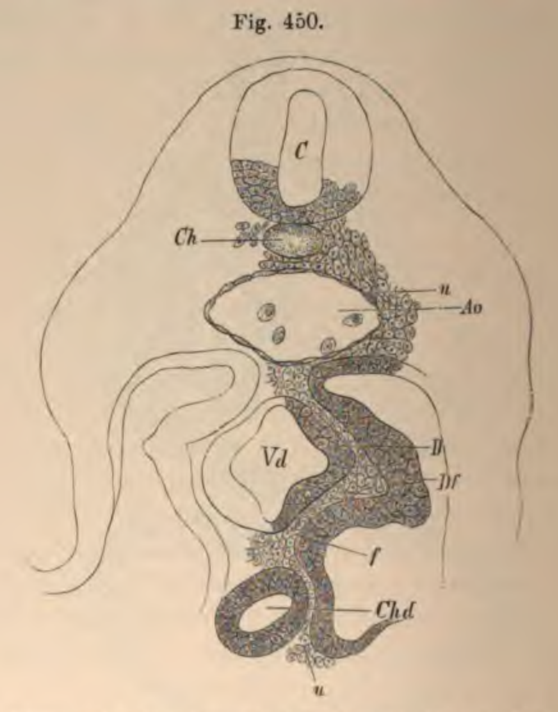


Querschnitt in der Höhe des Vorderdarmes eines drei Tage alten Hühnerembryos. *C* Nervensystem; *U* Ursegment; *U,* Mesenchymmasse; *Ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Df* Splanchnopleura; *Hm* Somatopleura; *Am* Amnion; *Vd* Vorderdarm; *r* rinnenförmiger unterer Winkel des Vorderdarmes; *V* venöses Ende des Herzens; *H* Herzschlauch; *x* Muskelherz; *y* Endothelherz.

zu suchen ist, nur bei wenigen aufeinander folgenden Querschnitten zu finden; es scheint, als ob die einzelnen Abschnitte des Darmrohres in der Anlage bei den verschiedenen Thieren verschieden lang wären, da in lückenlosen Serienschnittreihen nicht gleichmässig die Veränderungen des Querschnittes auftreten.

In den späteren Stadien wird jener Winkel des dreieckigen Vorderdarmes, der nach unten liegt, mehr vorgebaucht, so dass der Vorderdarm an dieser Stelle eine längsgestreckte Ausstülpung besitzt (Fig. 449). Der ganze Vorderdarm wird rings herum von Mesenchymgebilden umgeben, welche keilförmig zwischen den Vorder-

Fig. 450.



Durchschnitt eines drei Tage alten Hühnerembryos in der Höhe der Leber. *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda; *u* Mesenchymmasse; *Ao* Aorta, mit einigen Blutkörperchen; *D* Entoderm; *Df* Splanchnopleura; *f* Darmplatte; *Chd* Ductus choledochus; *Vd* Vorderdarm.

darm und dessen Ausstülpung hineinziehen und so ein kurzes röhrenförmiges Stück abschnüren (Fig. 450), welches anfänglich parallel mit dem Vorderdarm steht, aber an einer Stelle mit demselben noch in Verbindung ist und ein blindsackförmiges Ende besitzt.

Dieses abgeschnürte Röhrenstück liefert die erste entodermale Grundlage für die Anlage der Leber; derjenige Theil des Vorderdarmes, von dem sich das Röhrenstück abgetrennt hat, reicht bis

über den Magen hinaus, so dass der Vorderdarm nicht blos dem Gebiete des Oesophagus und des Magens, sondern auch dem Bereiche des Duodenums entspricht.

Aus dem dreieckigen Querschnitte des Vorderdarmes formt sich eine rhomboidale Figur, von welcher der rechte und der linke Winkel zur Lungenanlage werden; die Lungenflügel bleiben durch einen Stiel mit dem Darmlumen in Verbindung; aus dem Reste wird der gemeinschaftliche Röhrenstamm für den Oesophagus und die Trachea. Bei allen diesen Veränderungen im Vorderdarme lagern sich die Mesenchymgebilde, welche stets mit den Elementen der Ursegmente in Zusammenhang stehen, um das Endothelialrohr herum und geben das Substrat für die mesenchymalen Elemente, welche bei der Bildung der Organe aus dem Vorderdarme hervorgehen.

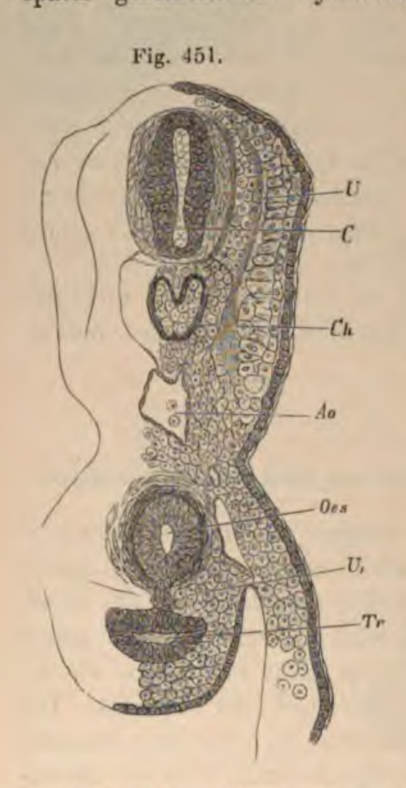
Anlage des Oesophagus, der Trachea und des Kehlkopfes.

Ein Theil des Vorderdarmes, welcher zur Bildung der ausgestülpten Organe nicht verwendet wird, zeigt ein Lumen, dessen Durchmesser von oben nach unten bedeutend länger als der Querdurchmesser ist. Aus diesem Stücke wird bis zur Stelle der ersten Theilung der Bronchialäste, somit bis zur Höhe der Lunge, die gemeinschaftliche Anlage des Oesophagus und der Trachea. Die Trennung des gemeinschaftlichen Rohres in zwei mit einander parallel verlaufende Röhrenstücke erfolgt dadurch, dass die Mesenchymgebilde von beiden Seiten gegen die Mitte des Rohres wachsen, wobei der Querschnitt des Vorderdarmes biscuitähnlich und das Darmrohr in zwei Röhren getheilt wird (Fig. 451). An jener Stelle, wo beide Röhren ungetrennt bleiben, bildet sich das Cavum pharyngeale. Dieser Abschnitt war, wie früher angeführt wurde, in Folge des Durchbruches der Rachenhaut mit der Mundbucht in Verbindung getreten, wodurch die Communication des ursprünglich angelegten embryonalen Darmrohres und des Respirationstractes der Wirbelthiere mit der Aussenwelt hergestellt wurde.

Aus dem dorsalwärts gelegenen Röhrenstücke des Vorderdarmes bildet sich der Oesophagus; seine Elemente sind Fort-

setzungen derjenigen Gebilde, welche den Pharynx zusammensetzen. Der Oesophagus stellt ein kurzes Rohr mit einem anfangs einfachen, später geschichteten Cylinderepithel dar, das *E. Neumann* bei menschlichen Föten von der 18. bis 32. Woche flimmernd fand. Dieses Röhrenstück verlängert sich allmälig und zeigt am obersten Abschnitte auch bei menschlichen Embryonen eine kleine, in das Lumen hineinragende Falte an der unteren Fläche; diese Stelle entspricht genau der Abtrennungsstelle der beiden Röhrenstücke. Die entodermalen Elemente verändern sich derart, dass das Lumen des Oesophagus nahezu ganz schwindet, eine Erscheinung, auf welche *Balfour* zuerst bei den Selachierembryonen aufmerksam machte, und die auch bei den Teleostiern, bei den Amphibien bis zum Auskriechen der Larven und bei Hühnerembryonen vom fünften und sechsten Tage regelmässig vorkommt. *Opitz* folgert aus dem zeitweiligen epithelialen Verschlusse des Oesophagus richtig, dass beim Amniotenembryo das Verschlucken der Amniosflüssigkeit während dieser Zeit unmöglich ist.

Fig. 451.



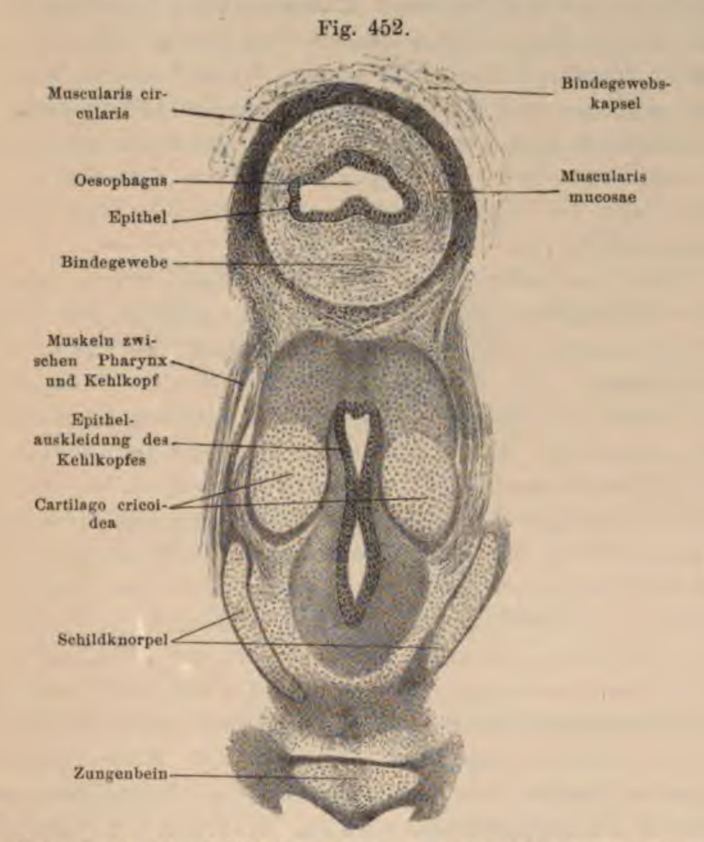
Durchschnitt eines Hühnerembryos in der Höhe von Oesophagus und Trachea. *C* Nervensystem; *U* Ursegmentmasse; *Ch* Chorda mit der Anlage des bleibenden Wirbelkörpers; *Ao* Aorta; *Oes* Oesophagus; *Tr* Trachea; U_1 Mesenchym zwischen Oesophagus und Trachea.

Die mesenchymalen Elemente sind schon frühzeitig zu spindelförmigen Ringfasern umgestaltet, und es ist bereits bei menschlichen Embryonen von 1·6 *cm* Länge die Muskelschichte durch die Bindegewebsschichte vom Epithel getrennt (Fig. 452). Die Längsfaserschichte tritt viel später auf, wenn schon das Lumen wieder sichtbar ist und bereits die Längsfalten im Oesophagus erscheinen. Bei dem Entstehen der Längsfalten

scheinen die mesenchymalen Elemente durch ihr stärkeres Wachsthum wesentlich mitzuwirken.

Im vierten bis sechsten Monate des menschlichen Embryonallebens (*Kölliker, Minot*) zeigt das Lumen des Oesophagus in Folge

Fig. 452.



Querschnitt durch die Kehlkopfgegend eines sechswöchentlichen menschlichen Embryos.

des starken Vorspringens der grossen Längsfalten eine kreuzförmige Figur; zu dieser Zeit sind auch kleinere Vorsprünge sichtbar.

Der ventral gelegene Röhrenabschnitt des Vorderdarmes in der Höhe des oberen Theiles des Oesophagus wird zur epithelialen Anlage der T r a c h e a; die umgebenden Mesenchymgebilde dienen zur Bildung der knorpeligen, bindegewebigen und musculösen Elemente der Wandung. Das Lumen ist anfangs queroval und wird

erst später rundlich. Bei viermonatlichen menschlichen Föten ist das Epithel ein hohes flimmerndes Cylinderepithel. Bei Hühnerembryonen sah *Philip* mehrere Verbindungsbrücken zwischen Oesophagus und Trachea; bei vierwöchentlichen menschlichen Embryonen fanden *Coste* und *Kölliker* einen Zusammenhang zwischen beiden Röhren. Unmittelbar an dem Epithel liegt eine mit Carmin leicht färbbare Schichte, welche den späteren Knorpelanlagen angehört; anfangs stellt sie sich als zusammenhängendes Röhrenstück dar, ohne Andeutung einer Trennung in Ringe; man findet sie in dieser Gestalt bei Embryonen von Hühnchen zwischen dem fünften und sechsten Tage, bei Kaninchenembryonen vom 13. Tage und bei Hundeembryonen von 3 *cm* Länge.

Durch das Auftreten von Zwischensubstanz, welche dem umgebenden Bindegewebe angehört, kommt es einerseits zur Bildung von Knorpelringen und anderseits zur Bildung des Bindegewebes der Schleimhaut. Die Trennung in einzelne Ringe tritt am oberen Theile früher auf und wird immer vom hinteren Umfange der Trachea eingeleitet. Anfangs greift das Bindegewebe zwischen den einzelnen Knorpelringen hinten und an den Seiten stärker ein, nach vorne ist die Bindegewebsbrücke mehr verengt, so dass die Knorpelringe vorne breiter und seitlich dünner sind. Das umhüllende Bindegewebe der Trachea steht mit dem Bindegewebe der Schleimhaut in innigem Zusammenhange. Wenn die Bindegewebsschichte von der Seite her nicht vollständig bis an den vorderen Umfang durchgreift, so kommt es dazu, dass die Ringe vorne noch zusammenhängen, während sie hinten vollständig getrennt sind. Im vorderen Theile der Trachea sieht man dann vielfach Knorpelinseln im Bindegewebe, ähnlich wie sie sich nicht selten beim Erwachsenen im hinteren Theile der Trachea finden. Während der Bildung der Knorpelringe treten bei den höheren Wirbelthieren am hinteren Umfange der Trachea transversale Muskelzüge auf.

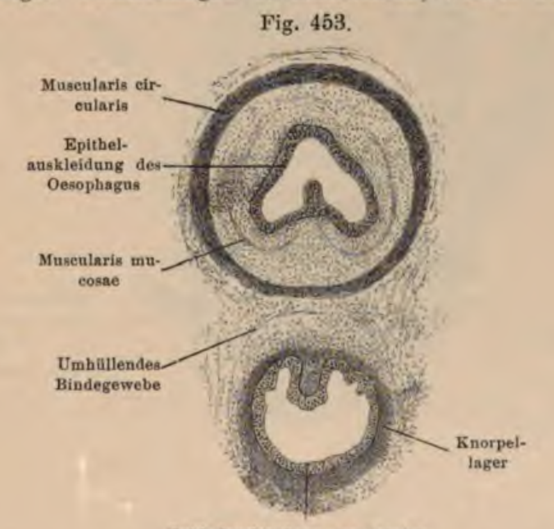
Am hinteren Umfang findet sich oft eine in das Lumen hineingestülpte Schleimhautfalte (Fig. 453); die Trachea bekommt dadurch ein länglich-ovales Lumen (*Bernstein*).

Die Schleimdrüsen der Trachea treten später auf, zu einer Zeit, wenn die Bindegewebsschichte der Schleimhaut dicker geworden ist und mehr Festigkeit erreicht hat; bei sechsmonatlichen menschlichen Föten sind sie deutlich zu sehen.

Die Bifurcation der Trachea ist zu sehen, wenn sich die paarigen Lungenanlagen von dem Vorderdarme abgrenzen, also noch bevor die Trachea sich von dem Oesophagus vollständig getrennt hat.

In der fünften bis sechsten Woche des menschlichen Embryonallebens und bei Schweinsembryonen von 1·5 *cm* Länge zeigt sich am oberen Ende der Trachea eine längliche Anschwellung. Diese Anschwellung, welche die Anlage des Kehlkopfes gibt, besteht aus zwei paarigen wulstförmigen Erhabenheiten, welche besonders stark

Fig. 453.



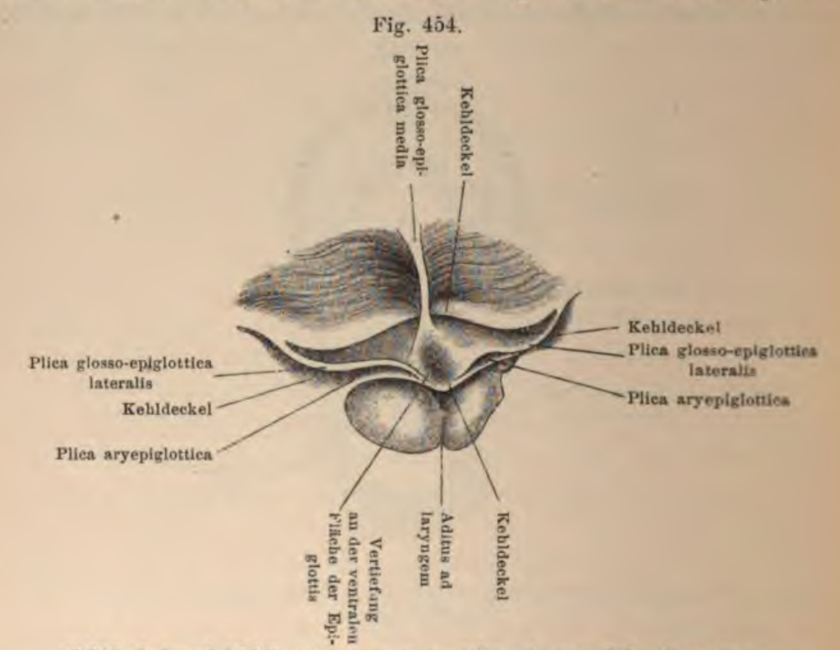
Querschnitt durch einen fünfwöchentlichen menschlichen Embryo in der Höhe des Schulterblattes.

gegen den Pharynx prominieren und nur von einem leistenartigen Kehldeckel nach vorne begrenzt sind (Fig. 454).

Kölliker hält die Wülste für die Anlagen der Cartilagines arytaenoideae. Bei menschlichen Embryonen von 2 *cm* Länge sah *Schottelius* noch keine deutlichen Kehlkopfknorpel und konnte eine Beziehung der in Entwicklung begriffenen Knorpel zu einem der Kiemenbögen nicht nachweisen. Nach *His* erhebt sich im Gebiete des vierten Schlundbogenpaares die Vorderwand des Schlundrohres zu einer Mittelleiste, die nach beiden Seiten scharf abfällt und den spaltförmigen Aditus ad laryngem enthält; aus der Leiste entwickeln sich die Epiglottis und die Plicae ary-

epiglotticae. Diese Anlage des Kehldeckels geht aus zweipaarigen Hälften hervor und hängt mit der Anlage der Zunge zusammen. Dort, wo diese Längsverwachsung ihr Ende erreicht hat, beginnt die Anlage des Kehlkopfes, dessen entodermale Gebilde zu den Epithelauskleidungen und dessen Mesenchymgebilde sammt den in ihnen verbreiteten Gefässen zu den knorpeligen und bindegewebigen Elementen werden. Das den Kehlkopf bildende Mesenchym stammt nicht von den Schlundbögen, sondern von jenem

Fig. 454.



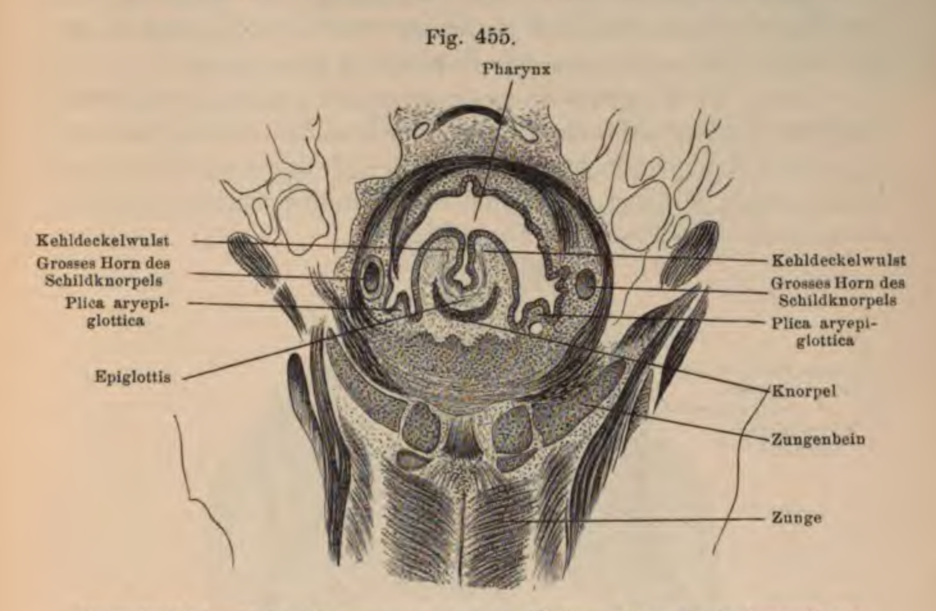
Kehldeckel und Kehlkopfeingang eines 1·5 *cm* langen Schweinsembryos

Theile des Mesoderms, den wir als Fortsetzung der Ursegmente betrachten, und der auch die mittlere Schichte des Darmrohres bildet.

Nach *Ganghofner* gehört das Gebiet der Epiglottis dem dritten und zum Theile dem vierten Kiemenbogen an. Die Zellenmasse, welche der Vereinigung der Kiemenbogen entspricht, gibt die Knorpel der Epiglottis und enthält die Elemente, aus welchen sich die künftigen Muskeln, von der Zunge angefangen bis zum Kehlkopfe, entwickeln. Der Kehldeckel des Menschen zeigt eine rinnenförmige Aushöhlung an der hinteren Fläche mit einer medianen schwachen Incisur; die Epiglottis springt anfangs gegen

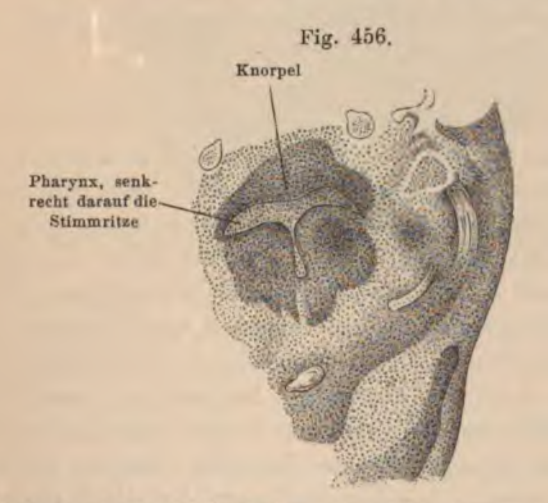
den Rachen schwach hügelartig hervor, so dass der Kehlkopfeingang von ihr nicht bedeckt ist; allmälig wächst sie nach hinten über

Fig. 455.



Querschnitt durch die Pharynxgegend eines 18 Tage alten Kaninchenembryos.

Fig. 456.



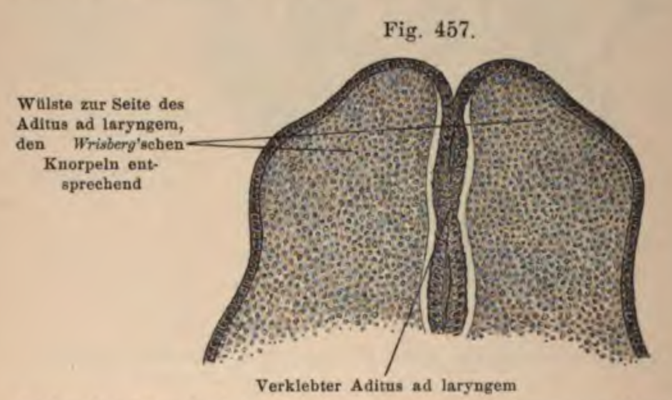
Querschnitt durch die Kehlkopfanlage eines 1·3 *cm* langen menschlichen Embryos in der Höhe der Stimmritze.

die primäre Kehlkopfanlage hinüber und wird nach vorne vom Substrate der Zunge abgegrenzt.

Aus dem ursprünglichen Zusammenhange der Epiglottis und der Zunge erklärt sich, dass die hintere Fläche der Epiglottis und die Aryknorpel auch Geschmacksknospen tragen.

Wenn die Epiglottis so gross ist, dass sie über den Aditus ad laryngem hinüberreicht, dann differenzieren sich in ihr die Gewebe, wie es bei Kaninchenembryonen von 16—18 Tagen zu beobachten ist (Fig. 455). Mit dem Auftreten der Gewebsdifferenzierung kommen auch die Schleimdrüsen zur Entwicklung.

Fig. 457.



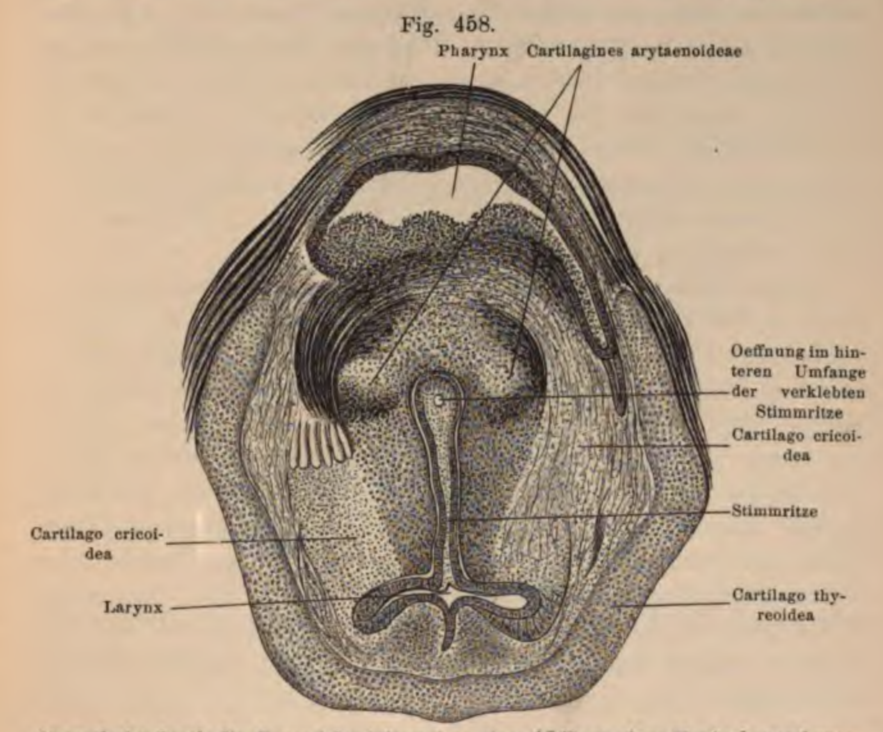
Senkrechter Durchschnitt durch den Aditus ad laryngem eines Schweinsembryos von 1·5 *cm* Länge.

Die Stimmritze ist im Embryonalleben spaltförmig in der Richtung von oben nach unten; bevor die einzelnen Knorpel von einander differenziert sind, ist der Spalt schon epithelial verklebt (Fig. 456); die Verklebung reicht bis zum Aditus hinauf (Fig. 457). Bei den Embryonen erscheint sie anders als beim ausgebildeten Thiere. Die hintere Erweiterung zeigt zwei bogenförmig ziehende Ausläufer zu beiden Seiten der verklebten Spalte; es scheint, dass diese Ausläufer die Vorläufer der Kehlkopftaschen bilden. Wenn sich die Verklebung löst, so beginnt dies am hinteren Umfang (Fig. 458) und schreitet gegen die ventrale Seite vor; man findet eine Anzahl zelliger Brücken, welche mehr und mehr rareficiert werden, bis der Hohlraum des Kehlkopfes hergestellt ist. Dabei erfolgt ein Ersatz des Cylinderepithels durch

Plattenepithel (*Roth*); im übrigen Gebiete bleibt das Cylinderepithel erhalten.

Die Cartilagines arytaenoideae zeigen sich schon in der sechsten Woche am menschlichen Kehlkopfe und sind verhältnismässig stark, auch die *Wrisberg*'schen Knorpel sind beim Embryo ziemlich gross; der Ringknorpel ist dick, der Schildknorpel ist anfangs dünn und wird erst im Laufe der Entwicklung kräftiger.

Fig. 458.



Querschnitt durch die Gegend der Stimmritze eines 18 Tage alten Kaninchenembryos.

Der embryonale Kehlkopf besitzt in den Mesenchymgebilden, aus welchen die Tunica propria der Kehlkopfschleimhaut hervorgeht, zur Zeit, da noch keine Drüsen entwickelt sind, eine grosse Anzahl von dicht aneinander liegenden Lymphkörperchen, so dass die Schleimhaut des Embryos ziemlich dick erscheint; zwischen einzelnen Zellen liegen bindegewebige Züge, deren stärkeres Vortreten die adenoide Substanz in einzelne Follikel zerklüftet. Dadurch erklärt sich, dass im menschlichen Kehlkopfe (*Heitler*) und am menschlichen Kehl-

deckel (*Haidar Kiamil*) periphere Lymphdrüsenformationen gefunden werden.

Die Schleimdrüsen des Kehlkopfes bilden sich erst in der späteren Zeit des Embryonallebens.

Ausser der epithelialen Verklebung im Gebiete der Stimmritze finden sich noch andere Verklebungen, auf welche *Putelli* aufmerksam gemacht hat. Bei menschlichen Embryonen von 11—14 *cm* sieht man in der *Morgagni*'schen Tasche ein verdicktes Epithel, das einen beträchtlichen Theil der Tasche ausfüllt; in vorgerückteren Stadien findet man die epitheliale Verklebung auch im vorderen Abschnitte des Sinus. Diese Verklebung ist nicht durch die embryonale Anlage bedingt, sondern wahrscheinlich durch die Berührung der Epithelwandungen zu Stande gekommen. Diese Verklebung wird aufgehoben, wenn die Drüsen des Sinus ausgebildet sind, vielleicht in Folge der Drüsensecretion.

Der anfangs vertical stehende Kehldeckel des Embryos nimmt, wenn er eine gewisse Grösse erreicht hat, eine schwache Neigung gegen eine Ebene an, welche durch den Aditus ad laryngem in frontaler Richtung gelegt ist. Dadurch kommt der Kehldeckel mit einigen umgebenden Schleimhautflächen in Berührung und verklebt mit ihnen, besonders im Sinus aryepiglotticus inferior. Diese Verklebung scheint durch die Muskelactionen im Gebiete des Kehldeckels aufgehoben zu werden. Auch in anderen Schleimhautbuchten findet man häufig eine Anhäufung von Zellenmassen, welche eine lockere Verklebung vermitteln. Solche Verklebungen, wie die des Kehlkopfes mit der benachbarten Larynxwand, lassen sich, wie man an 90 *cm* langen Rindsembryonen feststellen kann, mit dem Finger leicht lösen.

Die Entwicklung der Musculatur des Kehlkopfes ist bereits oben beschrieben worden (S. 532).

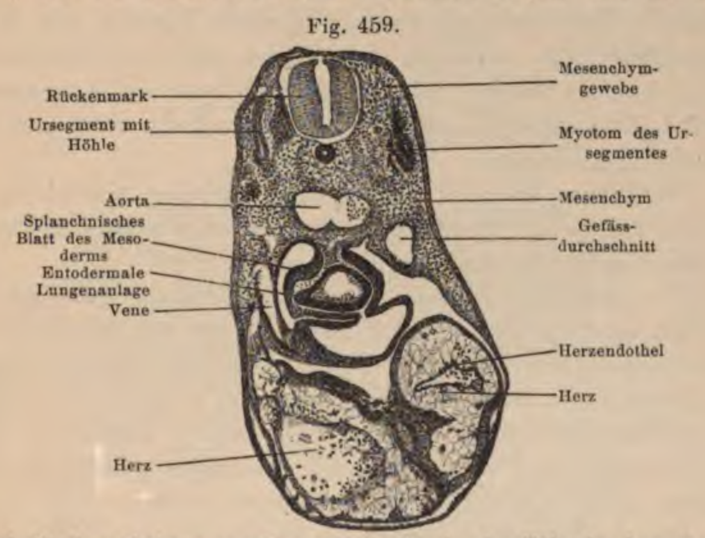
Durch die Verklebung des Aditus ad laryngem, welche längere Zeit erhalten bleibt, wird das Eintreten der Amniosflüssigkeit in das Respirationsgebiet bei etwaigen Schluckbewegungen gehindert, so dass der Verschluss des Larynx durch die Epiglottis, der während dieser Zeit noch unmöglich ist, überhaupt nicht nothwendig ist. Wenn die Verklebung sich löst, so beginnt die Muskelwirkung, da die Aufhebung der Verklebung erst dann erfolgt, wenn sich der Ringmuskel bereits in die bleibenden Kehlkopfmuskeln umgestaltet

hat und ein Verschluss des Kehlkopfeinganges durch den Kehldeckel möglich wird.

Anlage der Lunge.

Die Anlage der Lunge tritt in einer Zeit der Entwicklung auf, in welcher man die Anlage des Herzens als schlauchförmiges, sich rhythmisch contrahierendes Organ findet. Die erste Lungenanlage zeigt sich in Form von paarigen Ausstülpungen aus dem Vorderdarme, die zu beiden Seiten des Herzens liegen und als kleine

Fig. 459.



Querschnitt eines Embryos von Lacerta muralis, in der Höhe der Lungenanlage.

längliche Säckchen an dem herauspräparierten Darme hängen. *His* zeichnet die Lunge als unpaarig in ihrer ersten Anlage, die aber in späteren Stadien doppelt werde.

Uskow sieht die Lungenanlage als eine unpaare Ausbuchtung der ventralen Vorderdarmwand an, welche bereits vor der Trennung der Trachea vom Oesophagus vorhanden ist. Die Anlage der Lunge erfolgt demnach unabhängig von der Anlage der Luftröhre. In Bezug auf die Lage der Lungenanlage meinten *His* und *Uskow*, dass sie sich in gleicher Höhe mit der Basis des Sinus venosus unmittelbar vor der Leberanlage befinde.

Wir betrachten die Lunge als ein paarig angelegtes Organ, welches in der Höhe des Herzens ungefähr um dieselbe Zeit als

die Leber gebildet wird. In der ersten Zeit liegen die beiden seitlichen Hohlwinkel des Vorderdarmes, welche zu den Lungen werden, unterhalb der Trachea in der Richtung gegen die Pleurahöhle vorgeschoben. Sie erscheinen auf dem Durchschnitte nicht immer gleichweit ausgebuchtet, weil wahrscheinlich die beiden Lungenanlagen nicht in einer Ebene liegen. Die auskleidenden Elemente sind cylindrische Zellen des Entoderms, denen äusserlich gegen die Pleurahöhle zu die höher formierten, mehr cylindrisch gestreckten Zellen des splanchnischen Blattes angrenzen (Fig. 459). Zwischen diesen beiden Zellenlagen beobachtet man anfangs spärliche Elemente von Mesenchymgebilden, die mit denen der Ursegmente in Zusammenhang stehen; dieselben werden bald zu einer dickeren Lage umgestaltet, wodurch die Lungen in die Pleurahöhle in Form einer konischen Vortreibung hineinragen.

Die Lunge erscheint also anfangs als eine Verdickung des lateralen Theiles der Vorderdarmwandung, in welche sich zugleich ein Theil des Entoderms fortsetzt.

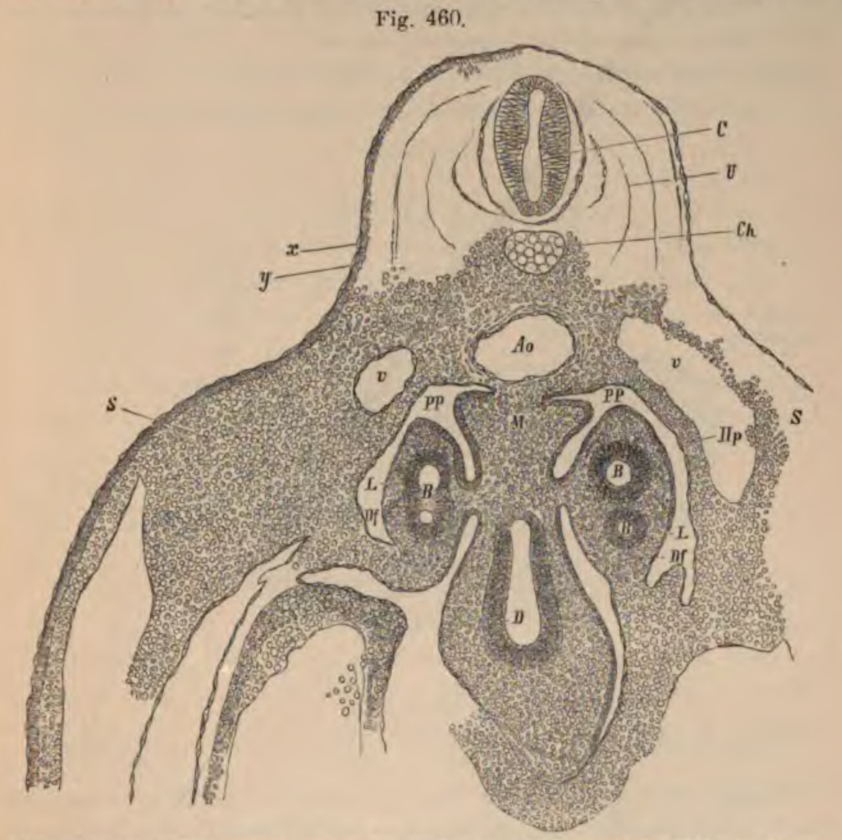
Von den drei Zellenlagen, welche die Lunge des Embryos umgeben, wird die mittlere nach und nach zur mächtigsten. Sie ist die Fortsetzung der Elemente der Ursegmente und bildet das Substrat für sämmtliche Gewebe der Lunge und der Pleura mit Ausnahme des Epithels der Pleura, welches von dem splanchnischen Blatte stammt, ferner des Cylinderepithels der Bronchien, welches dem entodermalen Theile des Vorderdarmes entnommen ist.

Bald nachdem die Lunge in die Pleurahöhle des Embryos vorgetreten ist, wird sie grösser und biegt nach unten ventralwärts um, bis sie von der Seite her den Vorderdarm erreicht, um sich mit seiner Wandung, wie dies beim Huhn zu sehen ist, zu vereinigen. Die Vereinigung findet jedoch anfangs nur zum Theile statt, so dass man zwischen Lunge und Darmwand einen länglichen Raum findet, der von den Elementen des splanchnischen Blattes ausgekleidet ist. Späterhin beobachtet man in den Durchschnitten durch die Lunge den Querschnitt eines kleinen runden, mit Cylinderepithel ausgekleideten Ganges, welcher Abkömmling der ursprünglichen Seitenwinkel des Vorderdarmrohres ist. Dieser Querschnitt entspricht dem zuerst auftretenden Hauptaste des Bronchus, ist vom Cylinderepithel des Entoderms ausgekleidet und von der Hauptmasse des Mesenchyms umgeben (Fig. 460). Die Bronchi der

beiden Seiten lassen sich in den Trachealtheil des Vorderdarmes verfolgen und bleiben mit ihm in Verbindung.

In der zweiten Hälfte des zweiten Monates hat nach *Kölliker* die Lunge des menschlichen Embryos eine Länge von 3·3—4·5 *mm*

Fig. 460.



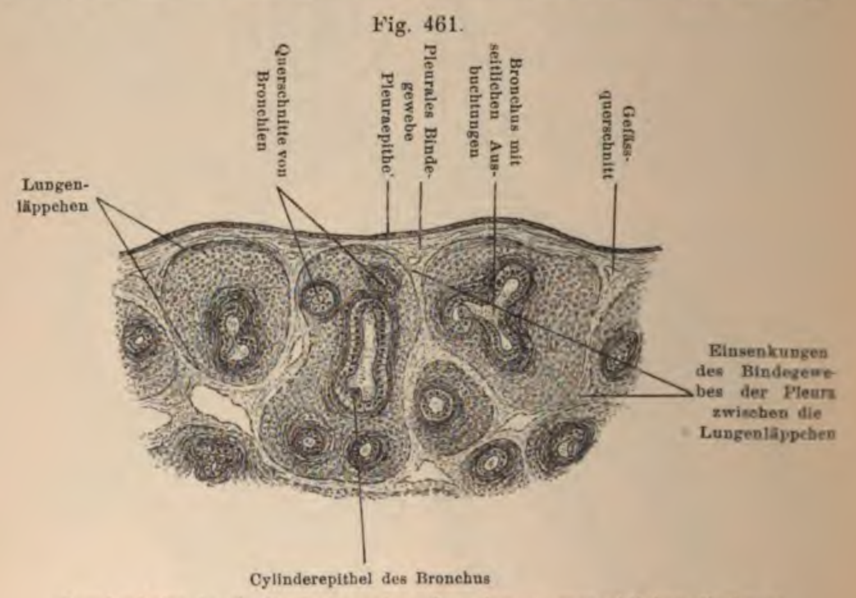
Querschnitt eines Hühnerembryos zu Anfang des vierten Tages, in der Höhe der Lunge. *C* Centralnervensystem; *U* Ursegmente; *Ch* Chorda dorsalis; *x* Epidermis; *y* *Malpighi*-sche Schichte der Haut; *S* Mesenchym; *Ao* Aorta; *v* Gefässquerschnitt mit den auskleidenden Elementen; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Hp* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *D* Darmrohr; *BB* Bronchi; *L* Lunge und deren Stiel; *M* Mesocardium.

erreicht, sieht für das unbewaffnete Auge körnig aus und lässt an der ganzen Oberfläche eine Anzahl von rundlichen Erhebungen erkennen, welche *Kölliker* die primitiven Drüsenbläschen nennt; jedes Bläschen ist eine am Ende des Bronchialrohres sitzende Erweiterung, hat innen ein Epithelialrohr mit länglichen Zellen und

um dasselbe herum eine Hülle, deren Fasern aus rundlichen Zellen entstehen; sie ist nach aussen nicht scharf abgegrenzt, sondern hängt durch ein ähnliches, aber minder dichtes Gewebe mit den entsprechenden Hüllen der benachbarten Drüsenbläschen zusammen.

Das den Hauptbronchus umgebende Mesenchym bildet einen Stiel, durch welchen die Lungenanlage mit dem Reste des Vorderdarmes zusammenhängt (Hilus). Der Stiel ist gegen die Pleurahöhle hin von Elementen des splanchnischen Blattes begrenzt. Die weiteren

Fig. 461.



Durchschnitt durch die Lunge eines 5 *cm* langen menschlichen Embryos.

Verzweigungen der Bronchi werden dadurch gebildet, dass die Segmentalmasse den Endstücken der epithelialen Röhren entgegenwächst, wodurch die grösseren Bronchi in je zwei Aeste getheilt werden.

Das Epithel im Gebiete der grösseren Bronchi bleibt immer cylindrisch; die Vermehrung der Lumina auf den Durchschnitten der Lunge im Respirationstracte nimmt ziemlich rasch zu, so dass man am Ende des vierten bis fünften Tages beim Hühnerembryo eine Menge von Querschnitten sieht, die von Mesenchymgewebe umgeben sind. Die entodermalen und mesenchymalen Elemente zeigen somit in der Lunge ein ähnliches Verhalten zu einander,

wie wir es in dem Ektoderm bei der Anlage der Drüsen und der Horngebilde finden, indem eine Vermehrung der Drüsenelemente und eine Vergrösserung der Drüsenoberfläche durch die bogenförmige Stellung der Drüsenzellen an dem Endstücke und durch das Wuchern der Mesenchymelemente gegen die endständigen Ausbuchtungen entsteht. Bei älteren Embryonen zeigen sich die Bronchien auf Quer- und Längsschnitten mit radiär stehenden Falten (Fig. 461) versehen, und in der Wandung bilden sich die verschiedenen mesodermalen Gewebe, Knorpeln, Muskeln etc. aus.

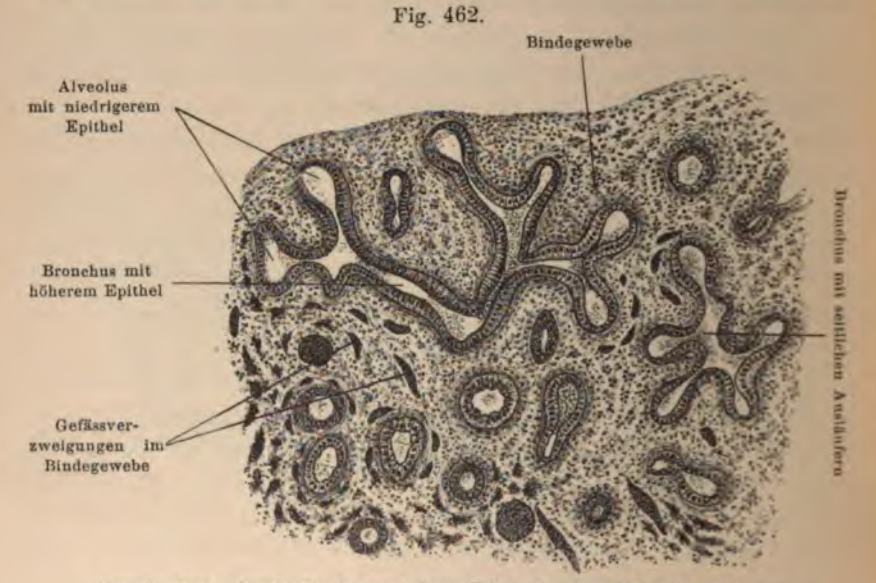
Der Drüsenbau der Lunge ist nicht symmetrisch, indem linkerseits schon bei den Grundlagen der Bronchienbildung drei und rechterseits vier oder fünf Knospen gebildet werden (*His, Bonnet*); es ist also die Grundlage für die Hauptlappen der beiden Lungen schon frühzeitig gegeben. In den ersten Stadien zeigen die Querschnitte der Lungen einen durch Mesenchymelemente gebildeten Zusammenhang der Lungenanlage mit der Leber; diese Verbindungsbrücken schwinden später fast vollständig. Der Zusammenhang dieser Anlagen erklärt sich dadurch, dass das Mesenchym beider Organe aus derselben Ursegmentgruppe stammt.

Der weitere Vorgang der Entwicklung besteht darin, dass die Endstücke der Bronchialverzweigungen rundlich aufgetrieben werden; die Auftreibung erhält ein niedrigeres Epithel als die Bronchialröhren, welche ein flimmerndes Cylinderepithel erhalten. Die Endauftreibungen bilden das Substrat des Alveolargebietes, und ihr Epithel geht in ein cubisches über. Bald wird der einfache Alveolus in mehrere mit einander confluierende Acini getheilt, die zumeist an der Oberfläche der Lunge stehen; man übersieht in diesem Stadium an Durchschnitten das einem Endbronchus angehörende alveoläre Gebiet. Bald wird die Anzahl der Alveolen bedeutend vermehrt, indem sich auch im Verlaufe der Bronchien alveoläre Ausstülpungen bilden; man kann deshalb in vorgerückteren Entwicklungsstadien nicht mehr die zu benachbarten Bronchien gehörenden Alveolen von einander abgrenzen. Das Epithel der Alveolen wird im Laufe der Entwicklung, noch bevor irgend eine Respirationsthätigkeit möglich ist, viel niedriger, bis es nahezu den Höhendurchmesser des respiratorischen Epithels erreicht hat. Wenn auch bei den ersten Athemzügen des Geborenen durch die Ausdehnung der Alveolen das Epithel mehr ausgebreitet und der Höhendurch-

messer der Epithelzellen niedriger werden kann, so ist doch schon während der Entwicklung der Lunge das Epithel als ein niedriges, mehr flaches Epithel vorgebildet. Bei den Lungen menschlicher Embryonen von 20—22 *cm* beobachtet man nebst den Alveolen mit cubischem Epithel auch Alveolen mit niedrigem respiratorischen Epithel.

Während dieser Vorgänge im entodermalen Gebiete bilden sich die Gefässverzweigungen im mesodermalen Lungenantheile aus,

Fig. 462.

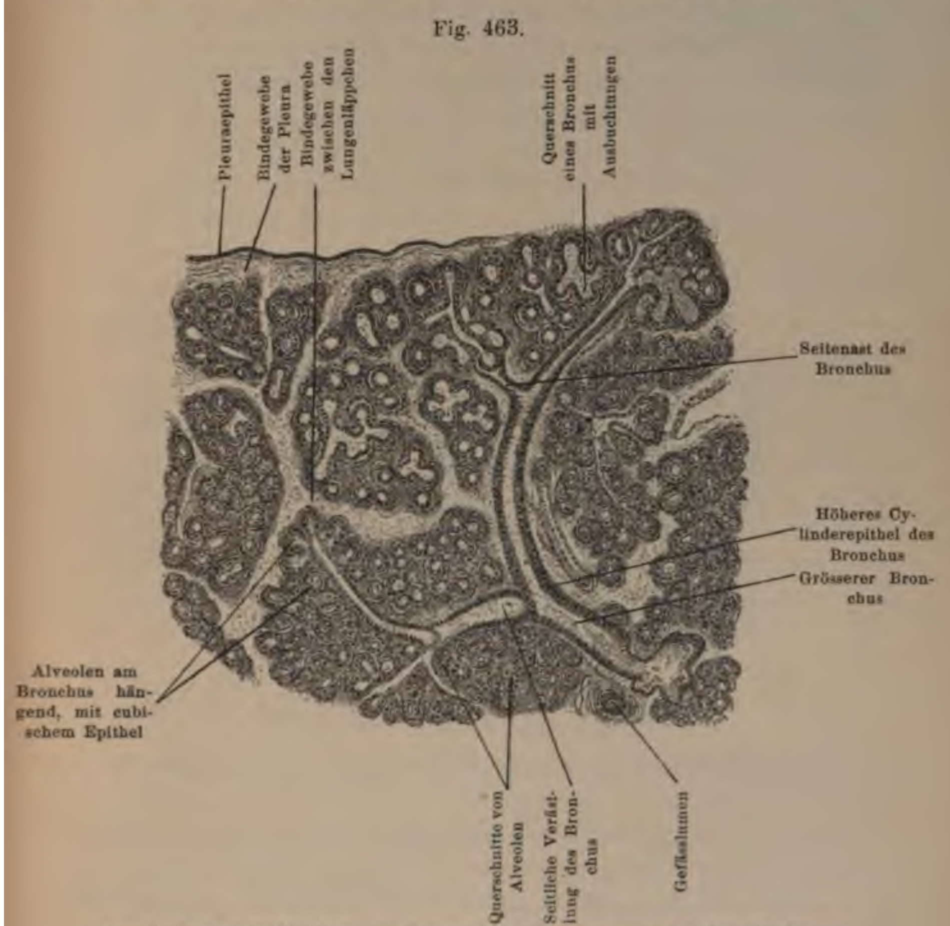


Durchschnitt durch die Lunge eines 7·5 *cm* langen Schweinsembryos.

und in dem Masse, als die Vergrösserung der Respirationsoberfläche stattfindet, verzweigen sich auch gleichzeitig die Gefässe und erscheinen überall mit Blut gefüllt (Fig. 462). Die Mesenchymgebilde der Lunge ordnen sich entsprechend den einzelnen Abtheilungen der Bronchien mit den ihnen zugehörenden Alveolen, so dass man auf Durchschnitten durch bindegewebige Elemente formierte Inselgruppen sieht, welche als vieleckige Läppchen bezeichnet werden. Dieses Bindegewebe zieht zwischen den einzelnen Läppchen in Form grösserer Stränge und erstreckt sich von hier aus bis zu den feinsten alveolären Verzweigungen; diese Läppchen sind auch theilweise an der Oberfläche der Lunge abgegrenzt. Die bindegewebige Ver-

zweigung zwischen den einzelnen respiratorischen Abschnitten des Entoderms ist ein Product der Mesenchymgebilde, welche von Anfang an in die Lunge hineinziehen; anfangs hängen sie dicht mit

Fig. 463.



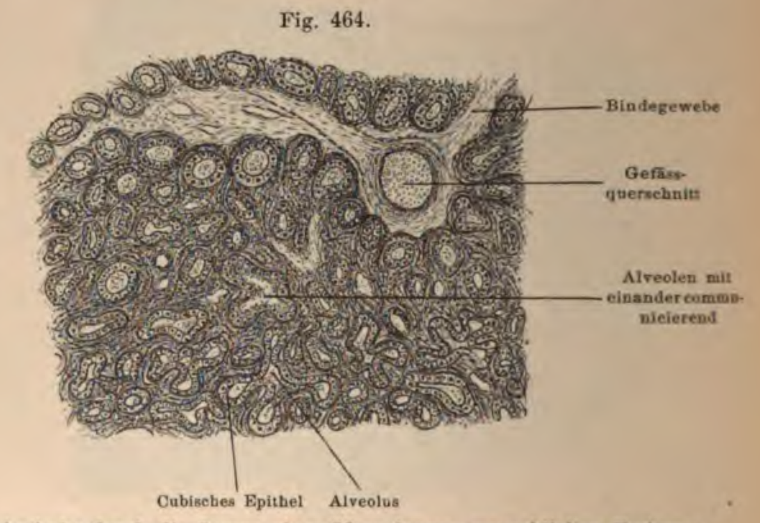
Durchschnitt durch die Lunge eines 10 *cm* langen menschlichen Embryos.

dem an der Oberfläche der Lunge befindlichen Bindegewebe zusammen, welches dem Epithel der Pleura anliegt (Fig. 463).

Das unter dem Mesothel liegende Bindegewebe auf der Oberfläche der Lunge gibt mit dem Mesothel zusammen das Gewebe der Pleura, welche die Lungenoberfläche bedeckt. Das Bindegewebe der Pleura reicht in Form von Fortsätzen zwischen die

Lungenläppchen hinein und vereinigt sich innig mit dem Bindegewebe der Lungenläppchen; beide Bindegewebsarten, welche von Anfang an aus der mittleren mesenchymalen Lage der Lunge entstehen, unterscheiden sich während der Entwicklung in jüngeren Stadien von einander, in späteren Stadien aber sind sie innig mit einander vereint. Es bildet sich somit im Verlaufe der Entwicklung ein bindegewebiges Gefüge (Fig. 464) um das respiratorische Epithel, welches eine Vereinigung des Lungengewebes mit dem Pleuragewebe darstellt. Die Hauptmasse der elastischen Fasern der

Fig. 464.



Durchschnitt durch die Lunge eines 20 *cm* langen menschlichen Embryos.

Lunge geht aus jenem Theile des Mesenchyms hervor, welches den eigentlichen Bindegewebsmassen der Lunge angehört.

Jener Theil des Coeloms, in welchen die Lunge hineinragt, wird zur Pleurahöhle umgestaltet. Das Endothel der Pleurahöhle geht sowohl aus dem Epithel des splanchnischen als auch aus dem des somatischen Blattes hervor; die dem Epithel anliegenden Mesenchymgebilde in der Leibeswand werden zur Pleura costalis, ein Theil der Mesenchymgebilde in der Lungenanlage mit dem Mesothel auf der Lungenoberfläche zur Pleura pulmonalis umgestaltet.

Wir haben oben angeführt, dass das Septum transversum die Pleurahöhlen von der Pericardialhöhle trennt. Zwischen

ihnen bleibt an jener Stelle, wo die Ductus Cuvieri von oben gegen die ventrale Seite ziehen, eine Verbindung.

Mit der Ausdehnung der drei Höhlungen im Thorax, in Folge des Wachsthums der in ihnen liegenden Organe, rücken die Pleurahöhlen zur Seite und gegen den Rücken. Bei Kaninchenembryonen am 14.—15. Tage und bei menschlichen Embryonen in der fünften Woche sind die Hohlräume bereits deutlich ausgebildet. Die Trennung der Pleurahöhlen von der Bauchhöhle tritt später ein als die Trennung der Pleurahöhle von der Pericardialhöhle.

Die Lunge des Fötus ist im späteren Stadium vollkommen glatt, ihre Ränder verdünnen sich gleichmässig unter einem spitzen Winkel, so dass die äussersten Partien oft häutig und transparent erscheinen.

Die Schwimmblase entsteht als Ausstülpung des Darmcanales. Schon *v. Baer* studierte ihre Entwicklung; sie liegt beim Lachs dorsal und rechts und wächst innerhalb des Mesenteriums auf der Dorsalseite des Darmes. Bei jenen Individuen, welche im ausgebildeten Zustande keinen Schwimmblasengang zeigen, scheint dieser Gang erst postembryonal geschwunden zu sein. Bei Acanthias beschrieb *Miklucho-Maclay* an der Dorsalseite des Oesophagus ein Divertikel, welches als Rest einer Schwimmblase angesehen wird, was aber *Balfour* bestreitet.

Die Athmungsfunction der Lunge.

Bei den Embryonen, welche frühzeitig eine Kiemenathmung zeigen und auf diese Weise dem Körper den nothwendigen Sauerstoff zuführen, dürfen wir wohl annehmen, dass die Nervencentra für die Athmung bereits lange vor dem Abschlusse der Entwicklung des Nervensystems thätig sind. Bei den Amnioten aber, die von der Amniosflüssigkeit bei constanter Temperatur umgeben werden, scheint zwar das Respirationscentrum ziemlich frühe reizfähig zu sein, doch geht die Zufuhr des Sauerstoffes von der Placenta aus, wie bei den Säugethieren, oder vom Chorion aus, wie bei den Vögeln; bei letzteren erfolgt auch von der umgebenden atmosphärischen Luft durch die Eischale hindurch ein geringer Gasaustausch. Es wurde auf experimentellem Wege festgestellt, dass beim bebrüteten Vogelei eine Sauerstoffaufnahme und eine Abgabe von Kohlensäure und Wasser

stattfinde; das neugeborene Thier mit der Kalkschale zusammen gewogen, ist deshalb leichter als das der Bebrütung unterworfene befruchtete Ei. Wegen des gesteigerten Sauerstoffbedürfnisses der späteren Stadien scheint die aufgenommene Sauerstoffmenge dem grösser werdenden Hühnchen nicht mehr zu genügen, das Blut wird mit Kohlensäure übersättigt, und deshalb werden noch innerhalb des Eies in den letzten Tagen der Entwicklung Athembewegungen ausgelöst. Auch der Säugethierembryo zeigt noch innerhalb des Uterus im Amnioswasser Athembewegungen, wie sie *Béclard* am Fötus hochträchtiger Thiere beobachtete. Diese Bewegungen waren langsamer als die Athembewegungen nach der Geburt und vermehrten sich bei der Störung des Placentarkreislaufes. *Preyer* stellte an hochträchtigen Meerschweinchen genauere Versuche an und fand, dass bei den intrauterinen Bewegungen Fruchtwasser aspiriert werden kann, ohne das Leben des Fötus zu gefährden. Es ist aber nicht anzunehmen, dass das Amnioswasser bis in die Alveolen gelange, da diese noch atelektatisch sind und ihre Ausdehnung erst mit dem Eintritt des Blutes in die Capillaren der Alveolen erfolgt (*v. Basch*).

Die Sauerstoffzufuhr durch den Placentakreislauf ist so reichlich, dass sich der Säugethierembryo im apnoetischen Zustande befindet. Kommt es zu einer Compression der Nabelgefässe, so wird durch die Zunahme der Kohlensäure im Blute das Athmungscentrum erregt, es werden heftige Respirationsbewegungen reflectorisch ausgelöst, das Thier wird dyspnoetisch, und es erfolgt der Tod durch Erstickung, wobei das Amnioswasser in die Räume der Lungenalveolen gelangt. Die Unterbrechung des Placentarkreislaufes bei der Geburt bildet in gleicher Weise die Ursache zur Auslösung der ersten Luftathmung. Bei der Erstickung der Mutter kann das mütterliche venös gewordene Blut den Sauerstoff aus dem Blute des Fötus entziehen, wodurch der Tod der Frucht beschleunigt wird (*Zuntz*); ist aber die Asphyxie der Mutter durch Einathmung von Kohlenoxyd herbeigeführt worden, so kann der Fötus die Mutter überleben, weil hier die Entziehung des Sauerstoffes von Seite der Mutter fehlt (*Högyes*).

Entwicklung der Athmungsorgane bei Wirbellosen.

Die Lungensäcke der Scorpionen entstehen als Einsenkungen an der Hinterseite der Anhänge der vier letzten Abdominalsegmente,

die Lungensäcke der Araneiden an der Basis der Abdominalextremitäten des zweiten Segmentes. Die Einsenkungen sind anfangs flach, vertiefen sich dann und erscheinen von ihrer sich verengernden Oeffnung aus nach vorne gerichtet. Die Oeffnung entspricht dem späteren Stigma des Lungensackes. Die Säcke ragen in einen mit Blut gefüllten Spaltraum des Mesoderms und erfahren an ihrer inneren Wand eine Faltenbildung, welche zu einem lamellären Bau des Lungensackes führt. Nach *Metschnikoff* besteht die Wand des embryonalen Lungensackes aus einem Cylinderepithel, welches an der gegen den Hohlraum des Sackes gerichteten Fläche eine feine Cuticula absondert.

Korschelt führt auch die Tracheen der Arachnoiden auf die Lungen zurück; er nimmt an, dass sich die Luftkammern der Lungen stark in den Körper hinein verlängerten, wobei sie gleichzeitig eine Verschmälerung erfuhren. Nach *Mac Leod* nimmt die in den Lungen am meisten dorsal gelegene Luftkammer eine von den anderen Kammern abweichende Gestalt an, indem sie fast cylindrisch wird, während die anderen Kammern nur schmale Spalträume darstellen. So nähert sich diese Kammer der Gestalt der Tracheen, denen sie auch in der Structur ihrer von Chitinzähnchen besetzten Wandung gleicht.

Die Tracheen der Insecten entstehen aus paarigen, segmental angeordneten Ektodermeinstülpungen, welche lateralwärts von den Extremitätenanlagen gelegen sind. Die Einstülpungen sind anfangs einfach und erfahren später in ihrem Grunde eine Erweiterung, so dass der Eingang verengt erscheint und zur Stigmenöffnung wird; von der Erweiterung gehen die Tracheenäste als taschenartige Räume ab. Die hintereinander gelegenen Tracheeneinstülpungen ziehen sich in die Längsachse und verschmelzen untereinander, so dass zwei Längstracheen entstehen (*Bütschli*); erst in späten Embryonalstadien wird eine Cuticula abgeschieden. Nach *Weismann* erfolgt die Füllung mit Luft schon vor dem Ausschlüpfen des Embryos, vielleicht durch Abscheidung aus den Geweben und der Körperflüssigkeit.

Entwicklung des Magens.

Die Schichten des Oesophagus setzen sich in ein spindelförmig geformtes Stück des Darmrohres fort, welches bei sämmtlichen Wirbelthieren in der Längsachse des Embryos liegt und die Anlage des Magens darstellt. Er hängt mit dem Dorsaltheile des Embryos unterhalb der grossen Gefässe durch das dorsale Gekröse (Mesenterium dorsale) und mit der Bauchwand durch das ventrale Gekröse (Mesenterium ventrale) zusammen. Das dorsale Mesenterium des Magens (Mesogastrium) ist dicker als das Gekröse der tieferen Darmabschnitte; es besteht aus Mesenchymgebilden, welche sich in die Magenwand fortsetzen, und ist vom Epithel des Peritoneums überkleidet.

Die verticale Lage des Magens bleibt bei einigen niederen Wirbelthieren, wie Fischen und Amphibien, zeitlebens erhalten. Bei den höheren Wirbelthieren erfährt der Magen eine Drehung aus der verticalen in eine quere Stellung, bei deren Schilderung wir zum grossen Theil den Angaben von *Bonnet* folgen.

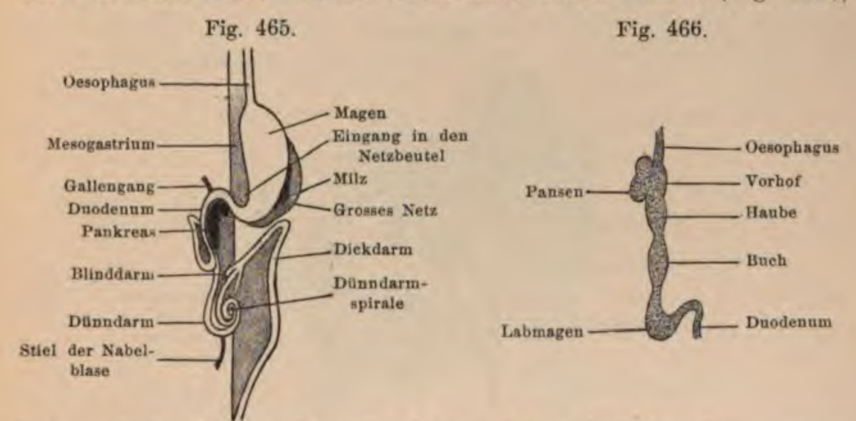
Bei Thieren mit einfachen Mägen, wie bei den Fleischfressern und beim Schweine, erfolgt die Lageveränderung des Magens durch eine zweifache Drehung. Zuerst erhält der Magen eine schräge und dann eine quere Stellung zur Wirbelsäulenachse. Die Cardia kommt nach links und hinten, der Pylorus nach rechts und vorne. Durch eine zweite Drehung wird die Curvatura minor nach oben und die Curvatura major nach unten gerichtet; die linke Magenfläche wird bauchwärts und die rechte Magenfläche rückenwärts gewendet. Da die Nervi vagi schon früher mit der Magenwand in Verbindung stehen, so muss bei dieser Drehung, an welcher auch das Ende der Speiseröhre theilnimmt, der rechte Vagus dorsal

und der linke Vagus ventral vom Oesophagus durch das Zwerchfell treten.

Durch die Drehung des Magens werden auch Veränderungen in den Lageverhältnissen der dem Magen folgenden Darmabschnitte veranlasst. Zugleich erfolgt der Beginn der Netzbildung, indem das an der Curvatura major angeheftete Mesogastrium taschenförmig ausgezogen wird und die Anlage des Omentum majus bildet.

Zwischen der Insertion des grossen Netzes an der dorsalen Rumpfwand und der dorsalen Magenfläche befindet sich eine über der Curvatura minor in die Bauchfläche offene Tasche (Fig. 465),

Fig. 465. Fig. 466.



Darmcanal eines Katzenembryos von 2·7 *cm* Länge, nach *Bonnet*.

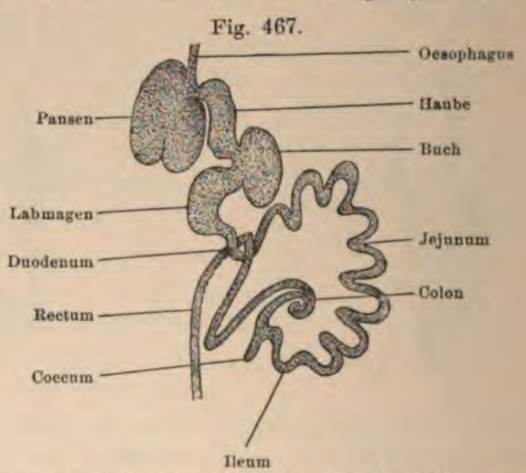
Schema der Anlage des zusammengesetzten Wiederkäuermagens, nach *P. Martin*.

welche man als primitiven Netzbeutel (Bursa omentalis) bezeichnet, und die im Verlaufe des Wachsthums in der Richtung gegen das Becken zu wächst. Durch das allmälige Wachsen der Leber wird das ventrale Magengekröse nach rechts und vorne verschoben und zum Omentum minus umgestaltet. Der Netzbeutel mündet dann nicht mehr über dem kleinen Bogen des Magens in die Bauchfläche, sondern in das dorsal vom kleinen Netze und caudal von der Leber gelegene Atrium bursae omentalis, in welches man von der Bauchfläche von rechts her durch das Foramen Winslowii gelangt.

Bei den Fleischfressern verwächst der Netzbeutel zeitlebens, beim Pferde und Schweine verwachsen die ihn begrenzenden Doppelplatten in wechselnder Ausdehnung gegen das Becken zu.

Bei jenen Thieren, welche einen **zusammengesetzten Magen** haben, wie bei den Wiederkäuern, entstehen sehr früh am Epithelrohre und an der Magenwand die Magenabtheilungen; sie sind beim Schafe zwischen dem 28. und 30. Tage zu sehen (*Bonnet*) und stehen alle in einer Längsachse hinter einander (Fig. 466). Zuerst verändert der **Labmagen** seine Stellung; er erhält eine quere Lage, wie wir es bei den einfachen Mägen beschrieben haben. Der **Pansen** stellt eine dorsale, kopfwärts gerichtete Ausbuchtung dar, theilt sich durch eine Furche in zwei Blindsäcke, wird nach links gedreht und erhält eine Ausbuchtung nach vorne vom Oesophagus. Bald wächst er

Fig. 467.



Schema der Anlage des Grimmdarmlabyrinthes der Wiederkäuer, nach *P. Martin.*

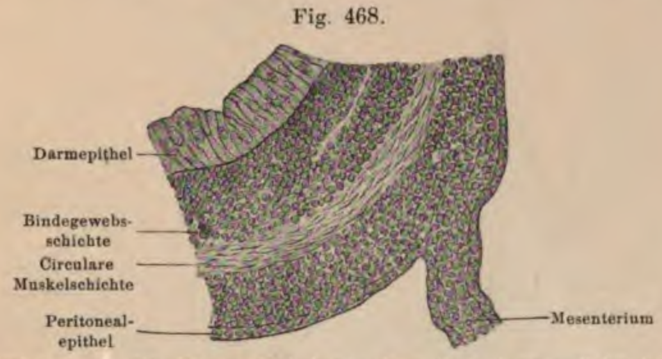
unter dem Oesophagus nach hinten und füllt allmälig die linke Bauchhöhlenregion aus (Fig. 467). Durch diese Vorgänge werden die **Haube, Buch** und **Labmagen** verschoben und kommen aus ihrer axialen Stellung in die definitive Lage, in welcher der Pansen den linken Schenkel, das Buch und der Labmagen den rechten Schenkel und die Haube den die beiden Schenkel verbindenden Bogen eines nach hinten offenen Hufeisens bildet. Während des Embryonallebens erreicht allmälig der Labmagen einen grösseren Umfang als der Pansen; dieser Zustand bleibt dauernd während der Milchnahrung, und erst beim Uebergang von der Milchnahrung zur Pflanzennahrung wird der Pansen grösser als der Labmagen.

Die **Netzbildung** wird durch die Drehung in ähnlicher Weise wie bei den einfachen Mägen bedingt. Bei der Wendung nach links

wickeln sich alle Magenabtheilungen in das dorsale Gekröse und bilden den primitiven Netzbeutel; der Pansen wird nach hinten theilweise wieder herausgeschoben.

Die Wandung des Magens besteht so wie die Wandung der weiteren Darmabschnitte aus drei Schichten, von welchen die äussere und innere zu Epithel transformiert wird, während die mittlere Schichte das Substrat für die übrigen Gewebe der Wand gibt. Die äussere Schichte bildet das Peritonealepithel, das sich zugleich auch auf den Peritonealüberzug der Darmdrüsen fortsetzt. In der mittleren Schichte tritt, wie *Barth* und *Laskovsky* nachgewiesen haben, bald eine Veränderung in den Elementen auf, wobei sie länglich

Fig. 468.



Querschnitt durch die Magenschleimhaut eines 2 *cm* langen Schweinsembryos.

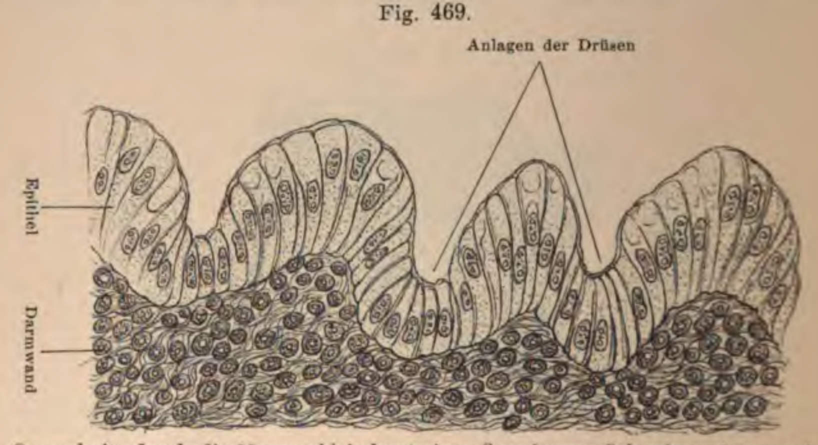
spindelförmig werden mit stäbchenförmigem Kerne; die so ausgebildete Schichte ist zuerst bemerkbar; sie stellt die Ringfaserhaut dar. Bald darauf entsteht nach aussen von ihr die Längsfaserschichte. Die Muscularis mucosae tritt am spätesten auf, erst zu einer Zeit, wo man bei den verschiedenen Thieren die zur vollständigen Entwicklung des Darmes führenden Veränderungen in der Schleimhaut bereits angelegt findet. Bald nach dem Auftreten der Ringfaserhaut bildet sich die Bindegewebsschichte aus, welche durch sämmtliche Schichten der Wandung, vom Peritoneum bis zur Schleimhaut hindurchgreift (Fig. 468).

Die Muskelschichten der Magen- und Darmwandung stammen aus jenem Theile der Mesenchymgebilde, welche von den Ursegmenten zwischen das Entoderm und das splanchnische Blatt des Mesoderms vorgeschoben worden sind.

Von der mittleren Schichte treten gegen die Innenfläche einige mässig dicke Erhabenheiten vor und treiben das Darmepithel, welches bereits cylindrisch ist, nach innen vor (Fig. 469). Die Vortreibungen sind zuweilen leistenartig und geben die faltigen Erhabenheiten an der inneren Oberfläche des Magens. Zuweilen sind sie zottenartig, besonders in der Gegend des Pylorus.

Auf ihnen entstehen die Vertiefungen, entsprechend den Pepsindrüsen. Das erste Auftreten der Pepsindrüsen ist nicht als eine Wucherung der Elemente des Entoderms anzusehen, welche in die darunter liegende Schichte des mittleren Keimblattes hinein-

Fig. 469.



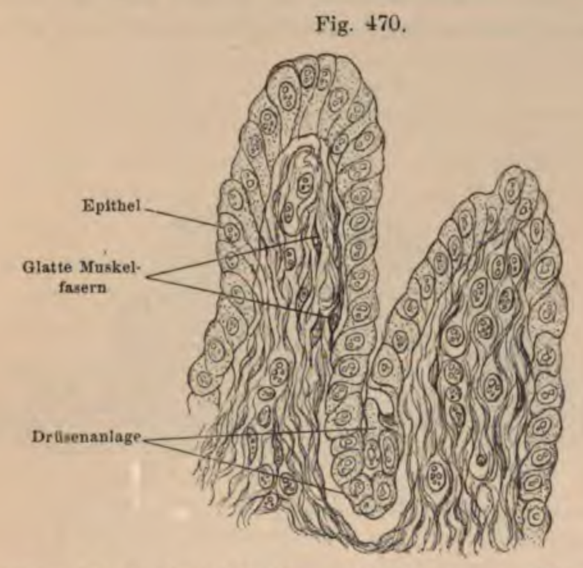
Querschnitt durch die Magenschleimhaut eines 8 *cm* langen Schweinsembryos neben der grossen Curvatur.

wuchern, sondern es wuchern die Gebilde des mittleren Keimblattes rings um die Drüsenanlagen gegen das Lumen des Magens, so dass die Elemente des Entoderms in die darunter liegenden Leisten des mittleren Keimblattes eingesenkt erscheinen, welche das Zwischengewebe der Drüsen bilden (Fig. 470). Die Elemente des inneren Keimblattes in den Pepsindrüsen verändern in der Tiefe derselben ihre Cylinderform und werden rundlich oder polygonal. In dieser Gestalt bilden sie die ersten Labzellen.

Jede Pepsindrüse besteht aus einem kleinen centralen Hohlraume, dessen Cylinderepithelien nach der inneren Oberfläche höher sind, während die Zellen in der Tiefe eine mehr cubische Gestalt haben. Der Abschnitt mit dem Cylinderepithel wird zum Ausführungs-

gange, der Abschnitt mit dem cubischen Epithel zum eigentlichen Drüsenkörper. Der Drüsentheil erhält mehrere Ausbuchtungen, welche alle gemeinsam in den Ausführungsgang einmünden. Wenn sich die Drüse verästelt, so differenzieren sich einzelne Zellen, indem sie grössere Körner im Protoplasma zeigen und mehr wandständig stehen, also den Mesenchymgebilden anliegen; diese Zellen entsprechen den Belegzellen der ausgebildeten Fundusdrüse. Die Mesenchymgebilde bilden schon im Embryonalleben am Rande der

Fig. 470.



Senkrechter Schnitt durch die Magenschleimhaut eines 20 *cm* langen Schweinsembryos.

Drüse Umhüllungen für die Belegzellen, so dass sie in einer Nische von Bindegewebe eingelagert erscheinen, ähnlich wie es für die entwickelten Drüsen von *Erik Müller* und unter meiner Leitung von *C. Stein* gefunden wurde. Diejenigen Zellen, welche dieser Metamorphose nicht unterliegen, sind den Hauptzellen zuzurechnen. Im Verlaufe der Entwicklung nimmt die Drüse an Ausdehnung zu; die Anzahl der Belegzellen vergrössert sich dadurch, dass sich die zelligen Gebilde durch Theilung vermehren, und dass sich von den ursprünglichen entodermalen Gebilden weitere Zellen zu Belegzellen differenzieren.

In der Pars pylorica des Magens treten zur selben Zeit die Pylorusdrüsen auf, welche sich nach dem Typus von Schleimdrüsen entwickeln.

In ähnlicher Weise erfolgt die Schleimhautentwicklung im Labmagen der Wiederkäuer. Die Schleimhaut der weiteren Magen entwickelt sich ebenfalls durch das Vorspringen von Falten gegen das Lumen. Im Pansen tritt die Papillenbildung auf einzelnen parallelen Leisten von circulärem Verlaufe auf. In der Haube entstehen dadurch, dass sich die Leisten kreuzen, polygonale Nischen. Pansen und Haube stehen entwicklungsgeschichtlich einander sehr nahe.

Fig. 471.



Querschnitt der Magenschleimhaut eines menschlichen Embryos mit delomorphen Zellen in den Pepsindrüsen.

Die Blätter des Buches entstehen gleichfalls als mesenchymale Leisten; die grossen Blätter gehen den kleinen in ihrer Entwicklung voran; das Epithel des Buches zeigt beim Embryo eine regelmässige Schichtung.

Bei einigen Thieren wird schon während des Embryonallebens wirksames Pepsin abgesondert, bei anderen Thieren, wie beim Hunde, fehlt das Pepsin sogar dem Neugeborenen (*Hammarsten, Sewall*); auch bei neugeborenen Katzen ist das Pepsin kaum nachzuweisen. Dagegen bringt der Labmagen des Kalbsfötus die Milch zum Gerinnen. Der Mageninhalt und die Magenschleimhaut reagieren nicht immer sauer. Nach *Grützner* findet sich bei jüngeren Rinderembryonen eine zähe Schleimmasse, welche bei älteren Embryonen etwas gelblich

erscheint und alkalische Kupferlösung reduciert, vielleicht in Folge des verschluckten Fruchtwassers.

Beim Hühnerembryo findet sich, wie schon *Preyer* bemerkte, in den letzten Tagen der Bebrütung (vom 17. Tage angefangen, coaguliertes Albumin im Magen. *Preyer* fand auch im Magen von Meerschweinchenembryonen Flüssigkeit mit coaguliertem Albumin. *Zweifel* fand die Magenschleimhaut todtgeborener menschlicher Früchte schwach sauer reagierend; bei Neugeborenen fand sich regelmässig, und auch bei einer Frühgeburt, Pepsin im Magen. Die Alkalescenz der Magenschleimhaut, wie sie sich in späteren Stadien des Embryonallebens findet, rührt wahrscheinlich vom verschluckten, alkalisch reagierenden Fruchtwasser her.

Da die Labdrüsen im menschlichen Embryo von 7·5 *cm* Länge delomorphe und adelomorphe Zellen unterscheiden lassen (Fig. 471), so scheint die Pepsinsecretion im dritten Monate zu beginnen. Die Magensäure aber tritt erst im letzten Drittel der Entwicklungszeit auf; *van Puteren* fand in meinem Institute, dass bei Kaninchenembryonen von 6 *cm* Länge sich noch keine Säure nachweisen liess; bei 7·5 *cm* langen Kaninchenembryonen war bereits eine saure Reaction der Magenschleimhaut vorhanden. Nach *Moriggia* zeigt sich bei dreimonatlichen Rindsembryonen die saure Reaction nur im Labmagen, während die übrigen Magen noch eine alkalische Reaction aufweisen. Nach Versuchen an Kaninchen tritt als erste Säure die Chlorwasserstoffsäure auf (*van Puteren*).

Entwicklung des Dünndarmes und des Dickdarmes.

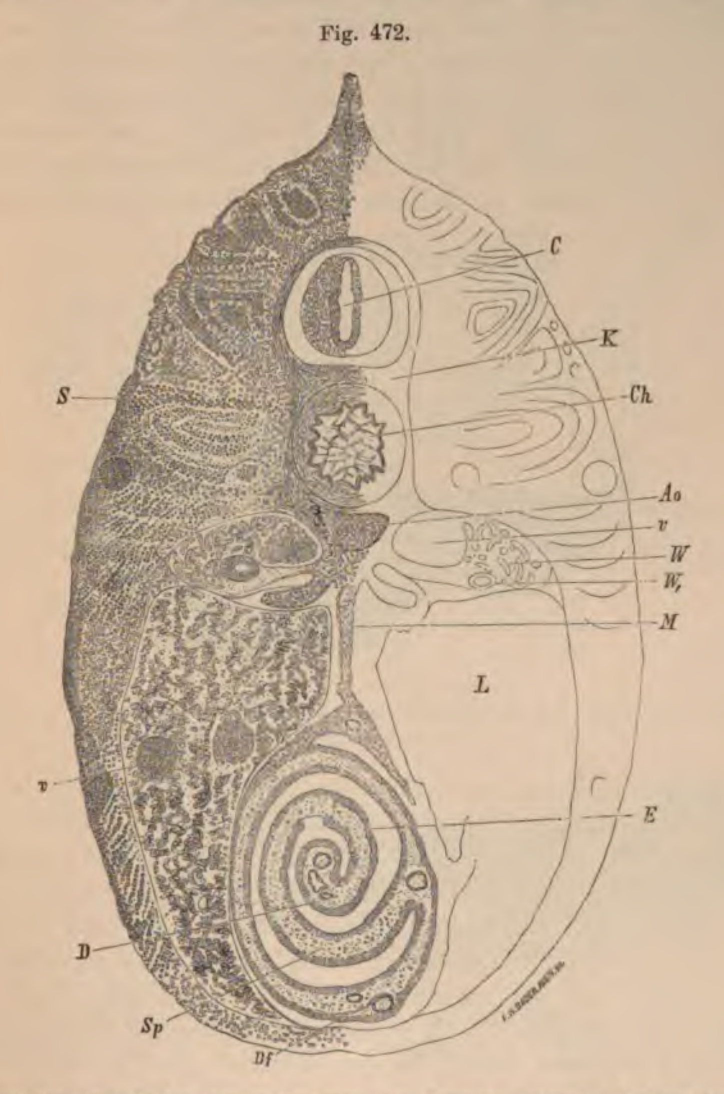
Die Fortsetzung des Darmrohres von der Magenerweiterung bis zum Anus bildet den Dünndarm und den Dickdarm, gibt ferner das Intestinum valvulare und die fingerförmige Drüse (bei den Elasmobranchiern), sowie die Grundlage der entodermalen Drüsenorgane, der Leber und des Pankreas. Mit diesem Röhrenstücke hängt auch der Dottersack und die Allantois zusammen. Wir finden hier jene drei Schichten, welche wir im Magen antrafen, eine endotheliale Auskleidung, eine mittlere Mesenchymschichte und einen äusseren Epithelüberzug, der gegen den Rücken des Embryos zieht und in das Epithel des Peritoneum parietale über den Keimwulst hinweg übergeht. Das Peritonealepithel mit den Mesenchymgebilden, dorsal-

wärts vom Darmrohre gelegen, bildet das Mesenterium; es ist stellenweise kürzer, stellenweise länger, erreicht aber nie die Dicke des Mesogastriums. Das Darmrohr verläuft anfangs gerade und trägt an seiner ventralen Fläche den Dottersack und die Allantoisausstülpung. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst der Darm sowohl der Quere als auch der Länge nach; das Längenwachsthum dauert das ganze Fötalleben hindurch, was zur Bildung von Darmschlingen führt. Der Anfangstheil des Dünndarmes besitzt ein sehr kurzes Mesenterium, wird deshalb dorsalwärts an der Leibeswand fixiert und bildet eine kurze Krümmung (Duodenaltheil); als Fortsetzung des unteren Querastes des Duodenums bildet sich eine Schlinge, die zunächst nach links und unten zieht und dann nach aufwärts umbiegt; die Convexität der Schlinge ist nach rechts gerichtet. Von hier zieht das Darmrohr nach rechts und oben, was eine Kreuzung der beiden Schenkel der Schlinge veranlasst. An der rechten Seite steigt der Darm nach abwärts, um hier in den Schwanzdarm überzugehen. Dieses Darmstück zeigt an dem nach rechts und oben ziehenden Aste der Schlinge an einer umschriebenen Stelle eine Verdickung, welche das Coecum und den Processus vermiformis darstellt. Diese Verdickung zeigt die Grenze zwischen dem Dick- und Dünndarme an. Der Theil der Darmschlinge vom Duodenum bis zur Stelle der Verdickung bildet den Dünndarm. In seinem Verlaufe treten mit dem zunehmenden Längenwachsthum noch weitere Schlingen auf. Aus dem Stücke des Darmrohres von der Verdickung bis zum Afterdarm werden das Colon ascendens, transversum descendens und ein Theil der Flexura sigmoidea gebildet.

Bei einigen Thieren findet man noch im extraembryonalen Leben der eben geschilderten primitiven Anlage ähnliche Verhältnisse. Bei Fischen, welche ein Intestinum valvulare haben, kann man dieses Stück als aus dem embryonalen Mitteldarme hervorgegangen betrachten, und zwar als jenen Abschnitt des primitiven Darmrohres, welcher unterhalb des Dotterganges liegt, da dieser, wie bekannt, in den Spiraldarm mündet. Der Spiraldarm enthält bei diesen Thieren während des Embryonallebens die einzige resorbierende Oberfläche zu einer Zeit, wo der übrige Darmtractus noch eine durchwegs glatte Oberfläche besitzt. Man findet auch dementsprechend bei den grösseren Embryonen von Plagiostomen zahlreiche Dotter-

plättchen im Klappendarme, welche zuweilen auch in einer feinkörnigen Masse eingeschlossen sind (*Leydig*). Am Dickdarme dieser

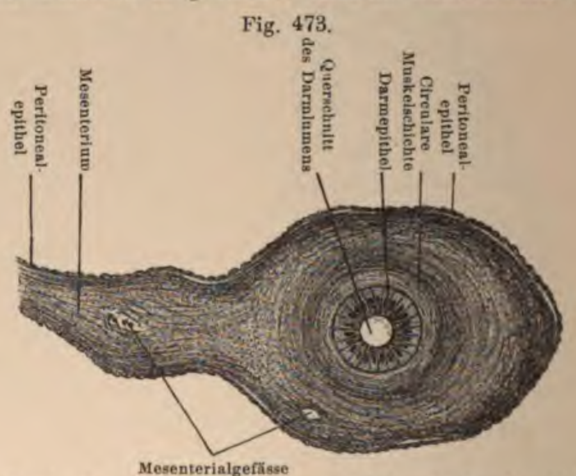
Fig. 472.



Querschnitt eines 2·5 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris. *C* Rückenmark; *K* Knorpel um das Rückenmark; *Ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *W* *Wolff*'scher Körper; *W,* *Wolff*'scher Gang; *L* Leber; *v* Blutgefässe; *M* Mesenterium; *S* Muskelbündel; *D* Spiraldarm; *Sp* Spiralklappe; *E* Entoderm; *Df* Peritonealepithel.

Thiere tritt eine kleine Aussackung auf, die als Appendix des Dickdarmes bezeichnet wird. Ich sah sie an Embryonen von Mustelus vulgaris, die bereits ausgebildete Kiemenfäden besitzen. Anfangs sieht man den Darm am langen und dünnen Mesenterium hängen. Bald darauf tritt eine leistenartige Hervorragung von der linken Seite her gegen das Lumen des Darmes und wird allmälig höher, bis sie sich dem Darme anpasst und in Spiralform legt. An dieser Spiralklappe findet man besonders an der innersten Partie Querschnitte von Gefässen in grösserer Anzahl. Beide Seiten der Spiral-

Fig. 473.



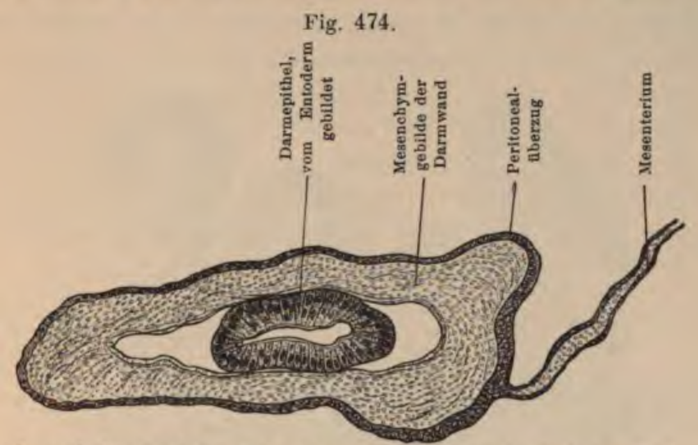
Querschnitt durch den Dünndarm eines ungefähr fünfwöchentlichen menschlichen Embryos.

klappe sind flach und von Cylinderepithel bedeckt (Fig. 472). In vorgerückteren Stadien bekommt die obere und untere Fläche kleine Erhabenheiten, die durch die Wucherungen der mittleren Schichte der Spiralklappe bedingt sind. In den vordersten kuppelförmigen Theil des Intestinum valvulare mündet der Dottergang ein; an der Einmündungsstelle ist während einer kurzen Zeit des Embryonallebens eine Falte zu beobachten, die in der Wand der Spiralklappe liegt; sie bildet sich in späteren Stadien zu einem kleinen erhabenen Wärzchen zurück, das dem Wärzchen an der Einmündung des Ductus choledochus und pancreaticus bei den Vögeln ähnlich ist.

Bei menschlichen Embryonen von 12 *cm* Länge ist die Grenze des Dickdarmes gegen den Dünndarm durch die Ausbildung des Coecumdivertikels gegeben.

Während der Lageveränderung der Darmschlingen kommt es zu einer Kreuzung des Dickdarmes und des Dünndarmes, womit auch

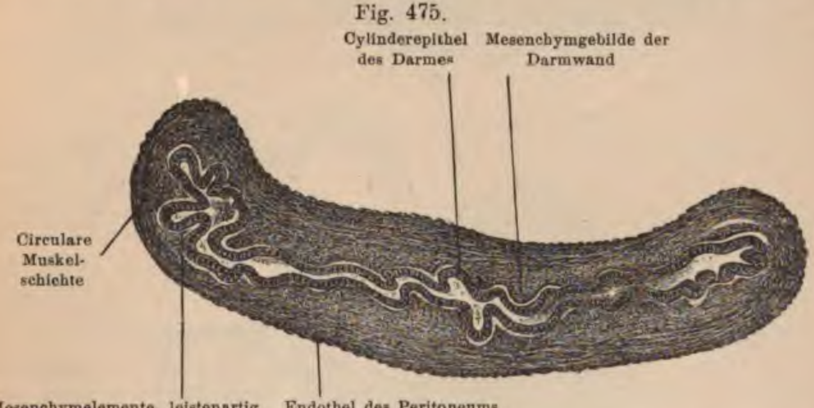
Fig. 474.



Querschnitt durch den Dünndarm eines 3 *cm* langen Schafembryos.

eine Lageveränderung des Mesenteriums einhergeht. Während der Dickdarm in die Länge wächst, kommt sein cöcales Stück auf die

Fig. 475.

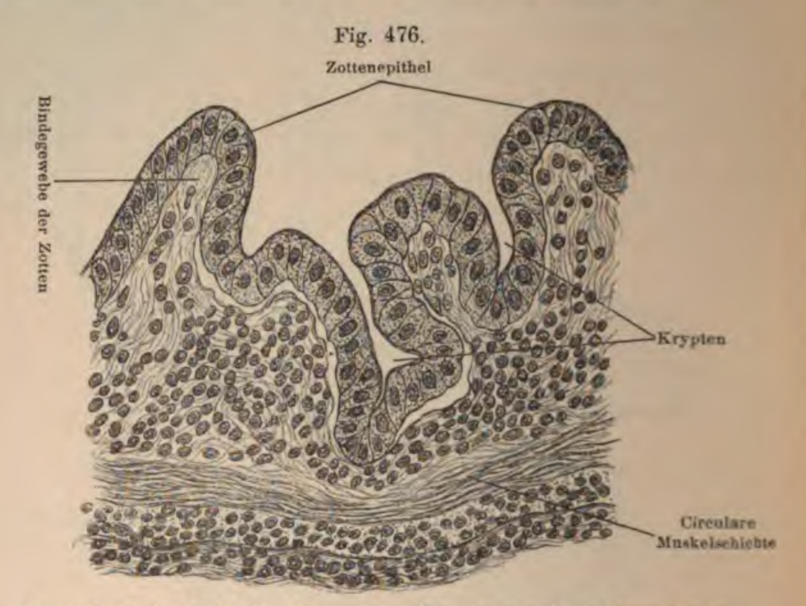


Längsschnitt durch den Dünndarm eines vierwöchentlichen menschlichen Embryos.

rechte Seite in die Beckengegend zu liegen; aus diesem Stücke bildet sich der Processus vermiformis als Ausstülpung, in welche sämmtliche Schichten des Darmes übergehen und die an einem freien Mesenterium hängt. Im Verhältnisse zum übrigen Darmrohre

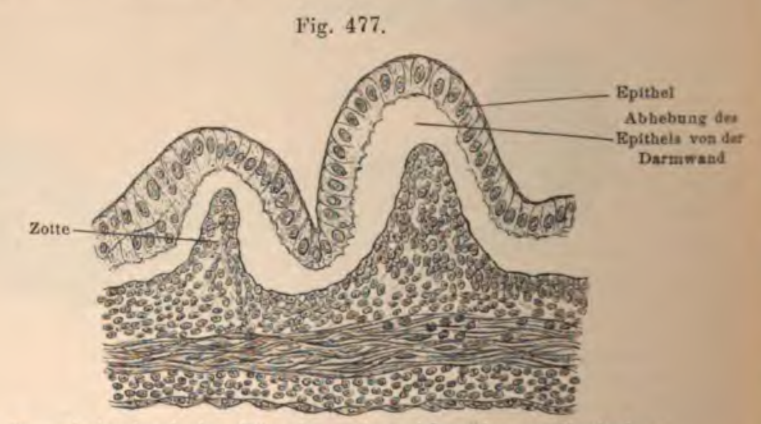
ist der Wurmfortsatz stärker und länger als beim Erwachsenen; mit zunehmendem Alter bleibt er im Wachsthum zurück.

Fig. 476.



Querschnitt durch das Duodenum eines 7 *cm* langen Kaninchenembryos.

Fig. 477.

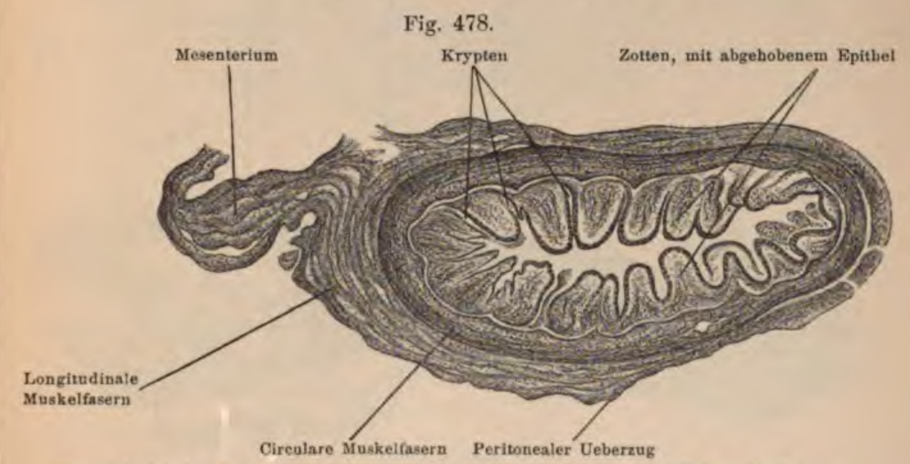


Querschnitt durch den Dünndarm eines 4·5 *cm* langen Kaninchens.

Im Verlaufe der Entwicklung ändern sich die Schichten der Darmwandung derart (Fig. 473), dass die innere Schichte ein hohes Cylinderepithel erhält, welches den Dünndarm und den Dickdarm aus-

kleidet. Die äusserste Epithelschichte wird zu einem peritonealen Ueberzug, welcher sich auf das Mesenterium fortsetzt (Fig. 474). Die meisten Veränderungen erleidet die mittlere Schichte, in welcher ebenso wie in der Magenwand zuerst die circulären Muskelfasern auftreten; bald treten im Dünndarme gegen das Lumen hin ähnliche Vortreibungen wie in der Magenwand auf, indem die Elemente des Entoderms, von Mesenchymgebilden begleitet, gegen das Darmlumen vorragen (Fig. 475) und die Grundlage für die Valvulae conniventes Kerkringii bilden. Auf diesen Erhabenheiten liegen beim menschlichen Embryo kleinere Vertiefungen, welche vom Ento-

Fig. 478.



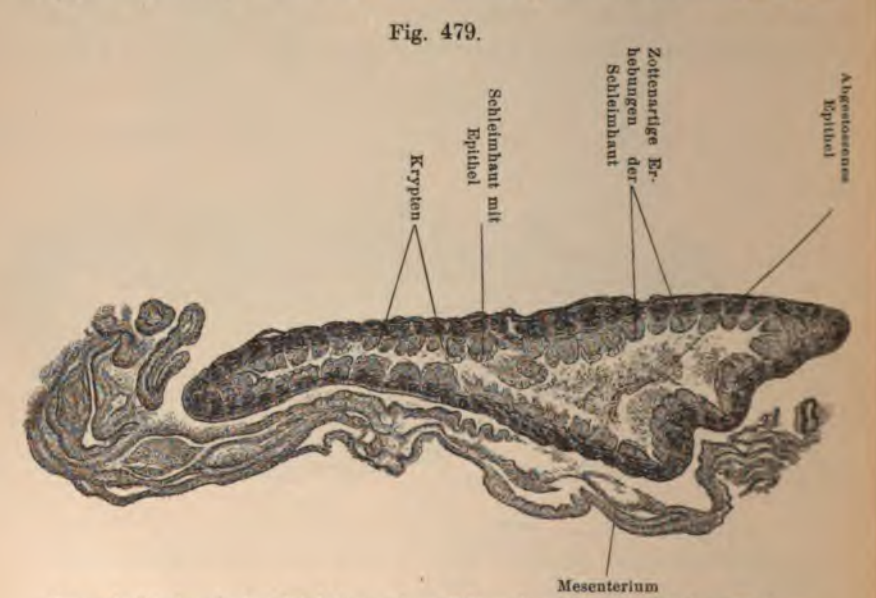
Querschnitt durch den Dünndarm eines 7·5 *cm* langen menschlichen Embryos.

dermepithel ausgekleidet sind; aus ihnen werden die *Lieberkühnschen Krypten*. Neben diesen Vertiefungen entstehen kurze cylindrische Prominenzen (Fig. 476), welche durchwegs aus Mesenchymgebilden bestehen, der Gefässe entbehren und von einem deutlichen Cylinderepithel bedeckt werden (primitive Zotten); sie sind an ihrem oberen Ende abgerundet oder auch etwas aufgetrieben. Das Epithel der Zotte hängt mit dem Mesenchym nur locker zusammen, so dass sogar ein Zwischenraum (Fig. 477 und 478) zwischen dem Epithel und dem darunter liegenden Gewebe entstehen kann. Auf Querschnitten der Zotten des Embryos sieht man oft das Cylinderepithel kreisförmig zusammenhängen, während die Mesenchymgebilde ausfallen.

Bei der Ausbildung der weiteren Schichten treten auch die Gefässe und die Muskelfasern der sich spät bildenden Muscularis mucosae in die Zotten ein.

Die *Brunner*'schen Drüsen zeigen an Kaninchenembryonen von 7 *cm* bereits Verästelungen, während die *Lieberkühn*'schen Krypten nur sehr selten Verästelungen aufweisen. *Barth* beschreibt sie als hohle, schlauchförmige Röhren, welche mit offenem Ende in die Krypten münden, während das blind endigende Stück in der Darm-

Fig. 479.



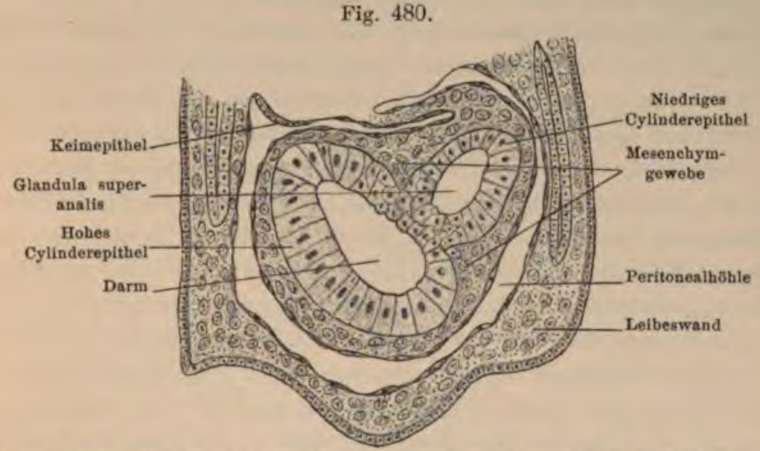
Querschnitt durch den Dickdarm eines 7·5 *cm* langen menschlichen Embryos.

wand liegt, also unterhalb der Krypten in den Mesenchymgebilden. Ihre erste Anlage ist bereits zu sehen, wenn die Duodenalschlinge ausgebildet ist. Die *Peyer*'schen Lymphfollikel erscheinen nach *Kölliker* im sechsten Monate des menschlichen Embryonallebens; die Follikel stehen im siebenten Monate weit von einander ab, als Vertiefungen von dichtstehenden Zotten umgeben.

Die Wandung des Dickdarmes zeigt ebenfalls leistenförmige Erhabenheiten mit Anlagen von Zotten (Fig. 479), welche bei einigen Thieren als rudimentäre Gebilde persistieren, bei anderen Thieren aber nur im Embryonalleben zu finden sind. Zuweilen findet man noch gegen Ende des menschlichen Embryonallebens leistenförmige

Prominenzen im Dickdarme. Die Becherzellen der Dickdarmschleimhaut finden sich schon bei Katzenembryonen von 6 *cm*. Die

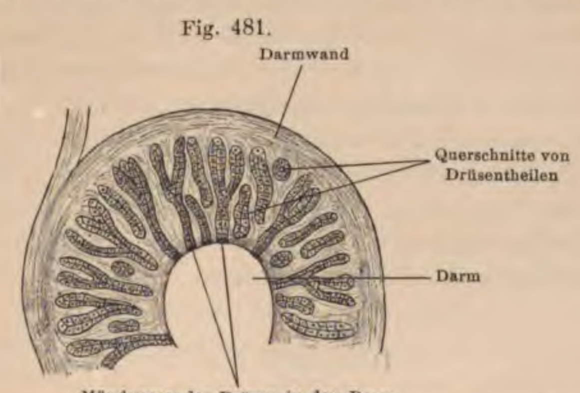
Fig. 480.



Querschnitt eines 23 *mm* langen Embryos von Acanthias vulgaris in der Höhe der fingerförmigen Drüse (Glandula superanalis).

Anzahl der *Lieberkühn*'schen Krypten nimmt im Verlaufe der Entwicklung zu; das Substrat für die Neubildung von Zellen ist

Fig. 481.



Glandula superanalis eines 11 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris.

nach *Flemming*, *Bizzozero* und *Pfitzner* in den Zellen am Grunde der Drüsen zu suchen.

Die Circularfaserschichte des Dickdarmes wächst rascher als die Längsfaserschichte; dadurch werden die Längsfasern auseinander-

gedrängt, so dass sich die Longitudinaltänien ausbilden; zwischen den Tänien wird die Circularfaserschichte mit der übrigen Wandung ausgebuchtet und damit die Bildung der Haustra eingeleitet. Die Cylinderepithelien auf der Oberfläche der Zotten zeigten einen Saum, lange bevor an eine Resorptionsfähigkeit gedacht werden kann, so bei menschlichen Embryonen von 7—8 *cm* Länge; an künstlich gezüchteten Batrachierembryonen sieht man den Saum zu einer Zeit, da sich die Kaulquappe bereits frei im Wasser zu bewegen beginnt. Man sieht dann am Saume eine deutliche Streifung, welche sich längere Zeit erhält; der Saum verschwindet, wenn dem Thiere eine entsprechende Nahrung verabreicht wird. An mit Alauncarmin gefärbten Präparaten tritt der Saum stärker hervor.

Am Ende des Verdauungstractes findet sich bei Knorpelfischen ein mit drüsenartigen Gebilden versehenes Divertikel, welches als fingerförmige Drüse (Glandula digitiformis oder superanalis) bezeichnet wird. *Blanchard*, der in meinem Institute die Entwicklung dieser Drüse studierte, fand sie bereits in einem verhältnismässig frühen Stadium angelegt; sie schnürt sich als röhrenförmiges Gebilde von der hinteren Fläche des Afterdarmes ab und ist mit einem niedrigeren Epithel ausgekleidet als das Lumen des Darmrohres (Fig. 480); es bildet sich eine Reihe von grubenförmigen Vertiefungen, theilweise einfach und theilweise gabelig oder mehrfach verzweigt, welche mit niedrigem Cylinderepithel ausgekleidet werden und zwischen denen Züge von Mesenchymgewebe verlaufen (Fig. 481), welche während der Entwicklung des Embryos dichter werden.

Die *Peyer*'schen Plaques sollen nach *Retterer* durch Einwachsen epithelialer Zapfen in das Bindegewebe entstehen. Die lymphoïden Zellen würden nach dieser Ansicht Abkömmlinge des Epithellagers des Darmtractes sein.

Darmsaft und Meconium.

Während des Embryonallebens scheint ein Darmsaft gebildet zu werden, wenn auch beim Neugeborenen die *Lieberkühn*'schen Krypten denen des Erwachsenen an Zahl nachstehen. Die *Brunner*'schen Drüsen sind bei dem Neugeborenen in grösserer Zahl vorhanden als bei dem Erwachsenen, so dass *Werber* eine Rückbildung dieser Drüsen annahm. Einige Autoren schreiben dem embryonalen Darm-

safte eine diastatische Wirksamkeit zu. Darmgase finden sich bei den Embryonen der Amnioten nicht; wenn Darmgase bei Neugeborenen gefunden werden, so scheinen sie in den Magen und Darm durch den Schlingact zu gelangen. Die Darmstücke von Embryonen sind in späteren Entwicklungsstadien nur von wässeriger Flüssigkeit gefüllt, so dass sie im Wasser untersinken.

Die Excremente, denen man im Darmcanale des Embryos begegnet, werden als Meconium (Kindspech) bezeichnet; durch die Peristaltik des Embryos wird das Meconium weiter befördert. Bei viermonatlichen Embryonen tritt das Meconium als hellgelbe oder schwach grünliche Flüssigkeit auf, bei fünfmonatlichen Embryonen findet man schon den ganzen Dickdarm angefüllt, in späteren Stadien wird das Meconium dunkelbraun. Man findet in dieser Flüssigkeit neben Bestandtheilen des Darmsaftes Theile der Galle und der verschluckten Vernix caseosa; es lassen sich deshalb Bilirubinkrystalle, Gallensäure und Pigmentschollen neben Epidermiszellen, Cholesterinkrystallen, Fettsäuren und Wollhaaren nachweisen.

Bei Embryonen des letzten Monates zeigt das Meconium des Dünndarmes eine gelbliche Färbung (Meconium amnioticum), das Meconium des Dickdarmes eine bräunliche Färbung (Meconium hepaticum). Die gelbliche Färbung des ersteren rührt von der verschluckten Amniosflüssigkeit, die bräunliche Färbung des letzteren von der beigemischten Galle her.

Fäulnisproducte finden sich im fötalen Darmcanale nicht; nach *Escherich* ist der Darmcanal des Embryos vollständig bakterienfrei. Ammoniak, Leucin und Tyrosin und andere Producte der Eiweisszersetzung fehlen dem Fötus.

Das Meconium hepaticum enthält gelblichgrüne ovale oder rundliche, structurlose Körperchen, welche man als Meconkörper bezeichnet; sie sind in Kalilauge löslich, in Essigsäure und Aether unlöslich; sie bilden ein Kennzeichen für ein Meconium.

Die Analyse *Zweifel's* ergab 79·78% Wasser, 20·22% feste Stoffe, 0·978% Asche, 0·797% Cholesterin und 7·772% Fette; in der Asche fand sich 2·53% Chlor, 1·6% Phosphorsäure, 1·7% phosphorsaures Eisen und 5·7% Kalk. Nach *Maly* findet sich auch Calciumsulfat und Natriumsulfat in der Asche, die er von dem Taurin im Meconium herleitet.

Entwicklung der Leber.

Das in der Höhe des Vorderdarmes abgeschnürte röhrenförmige Stück des Entoderms mit dem ihn umgebenden Mesenchym stellt die erste unpaarige Anlage der Leber dar.

Die umgebenden Mesenchymgebilde participieren an der Anlage der Leber, der Wandung der Gallenblase und der Gallengänge, mit Ausnahme des Epithels derselben. Das Entoderm dient zur Auskleidung der Gallenwege, der Gallenblase und zur Bildung der secretorischen Leberelemente, der sogenannten Leberzellen.

An den Querschnitten der Embryonen des Hühnchens und von Batrachiern in der Höhe der Leberanlage sieht man zwei mit einander parallel verlaufende Röhrenstücke, von denen der obere Querschnitt den primitiven Darm darstellt und der untere zum Ductus choledochus wird (Fig. 482). Dieser Gang hängt bei den Batrachiern mit der grösseren Dottermasse des Entoderms innig zusammen, welche das Substrat für die Leberzellen bildet.

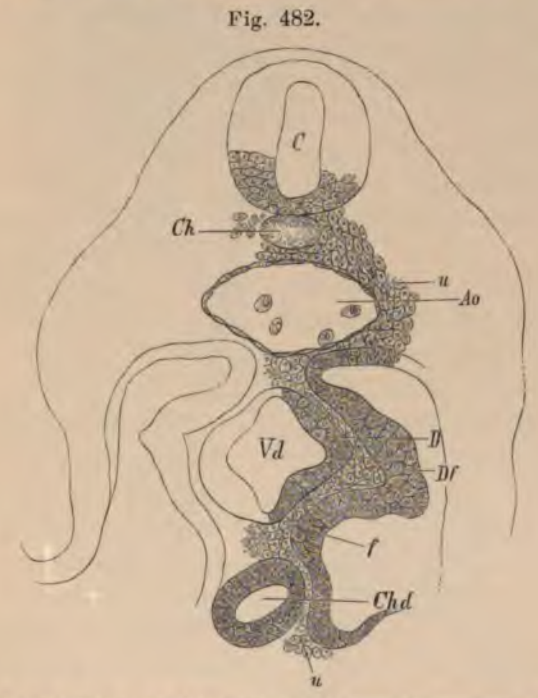
Die erste Anlage der Leber findet man regelmässig in der Höhe des Herzens. Später, wenn der Embryo weiter ausgebildet wird, rückt die untere Wand des Vorderdarmes mehr nach hinten. Das Herz bleibt aber längere Zeit an seiner früheren Stelle; dadurch kommt es zu einer Verschiebung der embryonalen Lageverhältnisse, die Leber wird tiefer gestellt und rückt unter das Septum transversum, bis sie ungefähr in gleicher Höhe mit dem Pankreas und der Milz liegt. Jene Stelle des Darmrohres, an welcher sich ursprünglich die erste Leberanlage zeigte, bleibt als Einmündungsstelle des Ductus choledochus erhalten und gehört dem Duodenum an.

Sowohl bei den Amnioten als auch bei den Anamniern stellt sich die Anlage der Leber als eine unpaarige Ausbuchtung der ventralen Seite des Vorderdarmes dar. Bald darauf wird die unpaare

Anlage paarig. Die älteren Embryologen hielten die Leberanlage durchaus für paarig (*Bischoff*); *Reichert* aber gab an, dass sich die Leberanlage bei ihrem ersten Auftreten als unpaares solides Gebilde darstelle.

Nach *His* entsteht die Leber innerhalb der Bauchwand, beziehungsweise innerhalb des Septum transversum; sie wird in dem-

Fig. 482.



Durchschnitt in der Höhe der Leberanlage. *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda; *u* Ursegmentmasse; *Ao* Aorta mit Blutkörperchen; *D* Entoderm; *Df* splanchnisches Blatt des Mesoderms; *f* Darmplatte; *Chd* Ductus choledochus; *Vd* Vorderdarm.

selben Masse selbständig, als sie an Volumen gewinnt und über ihre ursprüngliche Bildungsstätte hervortritt; an ihrem Aufbau betheiligt sich eine vom Darmsystem gelieferte epitheliale und eine von der Bauchwand gelieferte mesodermale Anlage. In der Höhe des unteren Herzendes erfolgt nach *His* der mediane Schluss der Bauchwand derart, dass ein Streifen des Eingeweiderohres miteingeschlossen wird und als Lebergang persistiert. Jener Theil des Septum transversum, in welchem sich die Leberanlage entwickelt, wird nach *His*

Fig. 483.



Querschnitt durch den Embryo eines Hühnchens in der Höhe der Leber und der Pankreasanlage. *C* Rückenmark; *N* Vordere Wurzel; *x y* die beiden Ektodermschichten; *U* Ursegmentmasse; *p* peripherer Theil derselben; *Ch* Chorda dorsalis; *W* Anlage des Wirbelkörpers; *Ao* Aorta; *v* Gefässdurchschnitt; *WK Wolff*'scher Körper; *KE* Keimepithel; *Ex* Extremität; *Chd* Ductus choledochus, seitlich angeschnitten; *S* Seitenplatte; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Hp* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *M* Mesenterium; *Pk* Pankreasanlage; *f* Darmmusculatur; *D* Darmlumen; *L* Leber; $v_{,}$ Vena hepatica; $v_{,,}$ kleine Aestchen derselben, die radiär in die Leber ziehen.

als Vorleber bezeichnet. Zur ersten Anlage der Leber gesellt sich ein ziemlich weiter Venenstamm, dessen Wandung von flachen und auf dem Durchschnitte spindeligen endothelialen Elementen gebildet wird. Anfangs sind die Leberzellen zerstreut um das Gefäss gelegen; bei der Verzweigung desselben ordnen sich die Leberzellen zu Cylindern, welche zwischen den radiär laufenden Gefässästen liegen; bei einigen Thieren, wie bei den Kaninchen und Vögeln, sind die Leberzellen dicht aneinander gelagert; bei den Selachiern finden sich aber an Durchschnitten der Lebercylinder in frühen Entwicklungsstadien kleine Hohlräume zwischen den Leberzellen.

Die embryonale Leber ist demnach mit einem Lobulus der Leber des Erwachsenen zu vergleichen; das weite Gefäss entspricht der Vena centralis (Fig. 483). Bei den Batrachiern erscheinen die Gefässe als lacunäre Vascularisation.

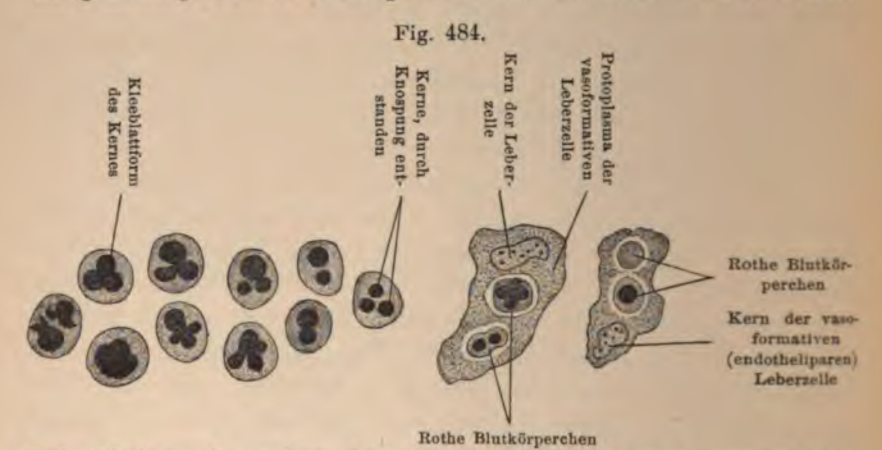
Aus dem monolobulären Stadium entsteht die Gestalt der ausgebildeten Leber, indem ein radiäres Gefäss durch seitliche Sprossungen das Gefässgerüste zur Bildung weiterer Lobuli bildet. Mit der Vermehrung der Gefässe geht eine rasche Vermehrung der Leberzellen einher, welche die Räume zwischen den Gefässästen ausfüllen und sich zu Lebercylindern transformieren. Auf diese Weise entsteht die polylobuläre Leber der höheren Thiere, in welcher ausser den Elementen der Lebercylinder noch grössere Zellen mit mehreren Kernen (Protoplasmakörper *Schenk's*) auftreten; diese Zellen besitzen eine deutliche amöboide Bewegung.

Die Leber scheint eine wichtige Beziehung zur Bildung des Blutes zu haben; *E. Neumann* hat schon 1874 behauptet, dass die Bildung der Blutzellen an die Bildung des Capillarnetzes in der Leber gebunden sei; nach Ausbildung des Capillarnetzes sollten sich aus der Gefässwand neue Protoplasmamassen bilden, welche sich zwischen die Leberzellen einlagern; in deren Innerem entstehen durch endogene Bildung die kernhaltigen rothen Blutkörperchen, welche in den Blutstrom gelangen, während der Rest des ursprünglichen Protoplasmas neue vasculäre Divertikel bildet, an deren Wänden sich der Process der Blutkörperchenbildung wiederholt. Die neuen Divertikel setzen sich mittelst Durchbrechung der Leberzellen untereinander in Verbindung und eröffnen so dem Blutstrom neue Wege.

Die hämatopoetische Function der Leber währt lange Zeit während des Embryonallebens von Meerschweinchen, Kaninchen und

von Menschen. *Foà* fand in der Leber von weniger als 1 *cm* langen Meerschweinchenembryonen rothe Blutkörperchen, von denen einige einen kleinen, sich durch Knospung vermehrenden Kern und andere einen grossen, sich durch Karyokinese vermehrenden Kern besitzen. Bei einem 3 *cm* langen Meerschweinchenembryo fand er unter den Leberzellen Gruppen von Erythroblasten mit einem homogenen Protoplasma und einen dicken Kern, dessen fachwerkförmiger oder granulierter Inhalt Hämatoxylin leicht annimmt, ferner unregelmässig zerstreute Körperchen von der Grösse eines Kernes

Fig. 484.



Rothe Blutkörperchen und vasoformative Zellen aus der Leber eines menschlichen Fötus, nach *Foà*.

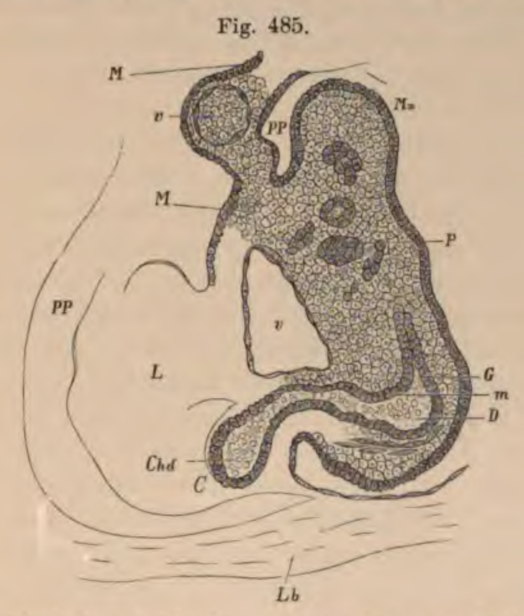
der rothen Blutkörperchen, welche intensiv Safranin annehmen und ringsum eine dünne Zone von hellem homogenen Plasma zeigen; einige von ihnen bilden wirklich kernhaltige rothe Blutkörperchen.

Die Leber des menschlichen Embryos zeigt nach *Foà* ausserdem Zellen, welche einen dicken, durch Hämoglobin intensiv gefärbten Kern besitzen, welcher sich durch Knospung theilt, so dass man in einer Zelle zwei bis vier Kerne finden kann (Fig. 484), welche sämmtlich intensiv cyanophil sind; durch die Trennung der Kerne vom Protoplasma bilden sich ebensoviele kernhaltige rothe Blutkörperchen. Aehnliche Vorgänge finden sich auch in der Leber von Kaninchenembryonen. Unter den polygonalen Leberzellen sieht man hin und wieder rundliche Zellen mit sehr fein granuliertem Kern, der sich manchmal verlängert und Einschnürungen zeigt; es entsteht dadurch eine vielkernige Zelle, welche sich den

Kernen entsprechend in ebensoviel einkernige Zellen theilt; diese zeigen sich aus reichlichem Protoplasma bestehend, das sich verdünnt und die Wand eines Blutgefässes bildet, aus welcher hie und da die betreffenden Kerne hervorstehen.

Es handelt sich hier um vasoformative Elemente, die anfangs als einkernige Zellen einen Raum einnehmen, der später zu einer Gefässlücke wird. Die embryonalen Blutzellen häufen sich zwischen

Fig. 485.



Theil eines Durchschnittes durch einen Hühnerembryo vom fünften Tage in der Höhe des Pankreas uud der Leber. *M* Mesenterium; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *L* Leber; *Chd* Ductus coledochus; *C* Gallenblase sammt dem auskleidenden Cylinderepithel; *Lb* ein Stück der Leibeswand; *D* Darm sammt seinem Epithel *m*; *G* Ductus pancreaticus; *P* Pankreasenchymzellen im verdickten Theile des Mesenteriums; *Mz* Milzanlage; *v* Gefässdurchschnitte.

den Leberzellen und den vasoformativen Elementen an und werden von dem weichen und contractilen Protoplasma der gefässbildenden Zelle aufgenommen (»intussuscipiert«, *Foà*), so dass die Gefässlücken von Zellen begrenzt werden, in deren Innerem sich embryonale Blutkörperchen befinden (Fig. 484); schliesslich befreien sich diese Zellen wieder von den Blutkörperchen und werden zu Endothelzellen (endothelipare Zellen).

Bei menschlichen Embryonen aus der vierten Woche zeigt die Leberanlage bereits die Hauptverzweigung der Gefässe und dazwischen die Lebercylinder. Im vierten Monate sind die Pfortaderäste deutlich zu verfolgen. Die Massenzunahme der Leber erfolgt sehr rasch, nach beiden Seiten des Körpers in ziemlich gleicher Weise; in der zweiten Hälfte des Embryonallebens ist nahezu die ganze Bauchhöhle von der Leber ausgefüllt, so dass die Darmschlingen nur in der Beckengegend vorragen; bei der Geburt reicht die Leber bis zum Nabel. Erst nach dem fünften Monate des Extrauterinlebens treten auch die übrigen Eingeweide stärker hervor, so dass eine scheinbare Grössenabnahme der Leber erfolgt.

Die aus der ersten Anlage der Leber gebildeten zwei primitiven Leberschläuche werden in ihren Anfangsstücken zum rechten und linken Ductus hepaticus. An der Ausmündungsstelle in das Duodenum bildet sich eine kleine Aussackung der Duodenalwand, welche die beiden Ductus hepatici aufnimmt. Im Verlaufe der Entwicklung verlängert sich die Einmündungsstelle und wird zum Ductus choledochus, bei dessen Wachsthum sich die Leber vom Darmcanale entfernt. Da bei der ersten Anlage der Leber ein Peritonealüberzug vom Darme über die Leber hinwegzieht und die Peritonealanlage ursprünglich beiden Organen gemeinschaftlich ist, so erhält bei diesem Vorgange der Ductus choledochus einen peritonealen Ueberzug; damit wird ein Ligamentum hepatoduodenale gebildet.

Nach *Remak* liegen die zwei primitiven Leberschläuche neben einander, nach *Felix* hinter einander; nach *Remak* weitet sich der rechte Lebergang, nach *Felix* der hintere (caudale) Leberschlauch allmälig aus, womit die Anlage einer Gallenblase gegeben ist (Fig. 485). Die Gallenblase entspricht demnach einem Stück der Darmwandung; ihre epithelialen Gebilde gehören dem Gebiete des Entoderms, die übrigen Schichten mit dem Peritonealüberzuge dem Mesoderm an. Die Gallenblase ist beim Menschen bereits im zweiten Embryonalmonate zu erkennen; sie überragt beim Fötus den Rand der Leber nicht. Die Falten in der Schleimhaut bilden sich ähnlich wie die Falten in der Magenwand und des Dünndarmes, indem die Mesenchymgebilde in Form von Hervorragungen die Cylinderepithelzellen gegen das Lumen vortreiben. An der Gallenblase des menschlichen Embryos vom vierten Monate sind die Falten in der Gallenblasenwand bereits deutlich zu sehen.

Mit der Ausbildung des Septum transversum bildet sich eine Membran, welche eine Verbindung zwischen Leber und Magen herstellt und zum Omentum minus (Ligamentum hepatogastricum) wird; neben dieser dorsalen Fixierung der Leber besteht noch eine ventrale durch das Ligamentum suspensorium, welche die Leber an der Mittellinie der Bauchwand und an der unteren Fläche des sich bildenden Zwerchfells befestigt; allmälig verkleinert sich die Anheftungsstelle des Ligamentum suspensorium an dem Septum transversum, so dass ein rundes Band mit zwei seitlichen Theilen entsteht (Ligamentum coronarium hepatis und Ligamenta triangularia).

Die embryonale Leber steht in Beziehung zur Bildung des Glykogens und zur Bildung der Galle. Da im zweiten Monate des menschlichen Entwicklungslebens die Gallenblase gebildet ist, so ist anzunehmen, dass die Gallenbereitung ziemlich frühe beginnt. Die anfangs secernierte Galle ist farbstoffarm und stellt sich als eine schwachgelbliche Flüssigkeit dar; die Galle enthält Schleim und nach *Zweifel* im dritten Monate Gallensäuren und Gallenfarbstoff. Nach *Jacubowitsch* findet sich in der Galle der Neugeborenen am ersten Lebenstage eine ziemlich grosse Menge Harnstoff.

Anlage des Pankreas.

Die ältere Ansicht über die Anlage des Pankreas hielt die Bauchspeicheldrüse für eine Ausstülpung des Darms, auf deren Endstücke später eine Reihe von Acini liegen und mit dem Aufführungsgange zusammen das Bild einer Dolde bieten (*v. Baer, Bischoff*). Ueber den Ort, an welchem man die erste Anlage des Pankreas zu suchen hat, liegen wenig übereinstimmende Angaben vor. *Bischoff* meinte, das Pankreas entwickle sich auf der linken Seite des Darmes; *v. Baer* will auch an der rechten Seite eine ähnliche Wucherung gesehen haben, die bald verschwindet. *Rathke* fand bei der Natter die Pankreasanlage in der hinteren Darmwand. *Reichert* liess Pankreas und Leber aus einer beiden gemeinschaftlichen Zellenmasse hervorgehen und sich später derart sondern, dass die Leber nach rechts, die Pankreasanlage nach links zu liegen kommt. *Reichert* sprach dementsprechend die Ansicht aus, dass die Pankreasanlage nur mehr ein gesonderter Lappen der embryonalen Leber sei. *Remak*

behauptete, dass das Pankreas vom Anfange an eine von Entodermelementen ausgekleidete Ausstülpung ist und dass die Entodermelemente die Grundlage für das Drüsengewebe liefern, indem sie sich vermehren und zu Enchymzellen des Pankreas werden, und indem die zu Gängen angeordneten Zellen des Entoderms solide Sprossen treiben, welche später hohl werden. *Kölliker* fand beim Menschen dieselbe Entwicklungsweise des Pankreas wie beim Huhne. *His* liess die Anlage des Pankreas nicht aus der Drüsenrinne des Entoderms, sondern aus dem Stammtheile des letzteren hervorgehen.

Beim Hühnerembryo ist die Pankreasanlage nach dem ersten Auftreten der paarigen Lunge und der unpaarigen Leberanlage zu sehen.

Fig. 486.



Querschnitt des Pankreas von einem Hühnerembryo am fünften Tage der Entwicklung. *Df* Splanchnopleura; *g g'* erster und zweiter Pankreasgang; *P* Pankreasenchymzellen; *D D'* Darmlumina; *S* Einmündungsstelle des Pankreasganges in das Darmlumen; *f* Ringfaserschichte des Darmes.

Aus den Untersuchungen von *Goette, Balfour, Felix, Kupffer, Stöhr, Göppert* u. A. ergibt sich, dass die Enchymzellen der Bauchspeicheldrüse aus dem Entoderm und die umgebenden Elemente dem Mesoderm entstammen. Die Hauptmasse der Enchymgebilde liegt bei den Hühnerembryonen zwischen den Mesenchymzellen und unterscheidet sich von ihnen dadurch, dass sie grösser sind und mit den vom Darmcanale ins Mesenterium hineinragenden Gängen im Zusammenhange stehen (Fig. 486). Die Fortsetzung des Entoderms ist nicht auf einen einzelnen Gang beschränkt, sondern man findet drei oder vier derartige Anlagen (*Kupffer*). Diese Fortsetzungen des Endothelrohres stellen die ersten Ausführungsgänge der Bauchspeicheldrüse dar, und dort, wo man zwei solcher Anlagen findet, ist die eine dorsal, die andere ventral gelegen. Der

dorsale Ausführungsgang wird zum **Ductus Wirsungianus**, der ventrale zum **Ductus Santorini**. Die ventralen Anlagen erscheinen später als die dorsalen. Beim Menschen, Pferd und beim Hunde bleiben beide Gänge erhalten, beim Schafe nur der Ductus Wirsungianus und beim Rinde und Schweine nur der Ductus Santorini.

Beim Hühnerembryo des 15.—17. Tages sind bereits zwei Ausführungsgänge zu sehen.

Die ursprünglich angelegten Pankreasenchymzellen lagern sich anfangs in soliden Gruppen und erst später in Form von Schläuchen (Fig. 487) an, so dass man in der Pankreasanlage Zellgruppen neben den Zellschläuchen findet; dieses Verhalten ist auch bei neugeborenen Hühnchen und Kaninchen zu finden. Im weiteren Verlaufe erfolgen von den ursprünglichen Drüsenanlagen weitere Sprossungen, welche immer von Mesenchym umgeben sind, in dem sich Gefässverzweigungen verbreiten; wenn das Drüsengewebe in dem Mesenterium auf ein grösseres Areale ausgebreitet ist, dann ziehen Septa zwischen einzelne grössere Drüsenpartien und begrenzen Abschnitte, welche den Läppchen entsprechen. In derselben Höhe, in welcher der Ausführungsgang in den Darmcanal einmündet, mündet auch der Ductus choledochus ein, so dass man an Durchschnitten des Darmes beide Einmündungen auf einem Querschnitte trifft, wie dies beim Hühnchen ungefähr am fünften Tage der Entwicklung zu sehen ist (Fig. 486).

Fig. 487.



1. Pankreasenchymzellen vom Hühnerembryo zu einzelnen Gruppen angeordnet; *2.* dieselben als Schläuche; *3.* Pankreasenchymzellen von embryonalem Bindegewebe umgeben.

Das Mesenchym, welches die Hauptmasse der für das Pankreas bestimmten Mesodermgebilde gibt, hängt innig mit jenem Theile des Mesenchyms zusammen, welches die Anlage der **Milz** bildet. Man findet in frühen Entwicklungsstadien, beim Hühnerembryo am vierten bis fünften Tage (Fig. 488), Pankreas und Milz aneinander liegend. Noch in späteren Entwicklungsstadien sind die Anlagen des Pankreas und der Milz durch eine breite Verbindungsbrücke mit einander

vereinigt. *Arnold* hat eine gleiche Beobachtung auch beim Menschen gemacht und gefunden, dass im Mesogastrium die Milz in Verbindung mit den Drüsenelementen des Pankreas stehe.

Aehnlich sieht man (*Leydig, Gegenbaur, Leuckart, Schenk*) das Pankreas verschiedener Wirbelthiere (mancher Plagiostomen, Chimaera, Ringelnatter, Eidechse) der Milz unmittelbar angewachsen. An Pelobates fällt es auf, dass das Pankreas mit der hinteren Magenwand fest verwachsen ist, wo es der Muscularis anliegt. Beim Landsalamander hängt ein Theil der Drüse mit der Darmwand zusammen.

Fig. 488.



Anlage vom Pankreas und der Milz beim Hühnerembryo des vierten Tages. *M* Mesenterium; *U* Mesenchymgebilde im Mesenterium; *W* Keimepithel; *v* Gefässdurchschnitt im Mesenterium; *Df* Splanchnopleura; *D* Darmcanal; *P* Pankreasanlage.

Bei der Lachsforelle fand *Goeppert* am 21. Tage das Pankreas angelegt. Am dorsalen Umfange des Darmes bildet sich eine Ausbuchtung, woran das Darmepithel sich betheiligt; das Drüsengewebe geht aus dem Epithel hervor. Dieser Theil bildet das dorsale Pankreas, welches in das Mesenterium der ersten Darmschlinge zu liegen kommt. An der Ventralseite des Darmes bilden sich zwei ventrale Pankreasanlagen, die gegenüber dem Lebergang liegen. Diese ventralen Anlagen bilden sich in ähnlicher Weise aus wie die dorsalen und verschmelzen mit denselben. Bei dieser Verschmelzung kommt das Drüsengewebe auch um den Ductus choledochus zusammen, so dass dieser vom Pankreasgewebe umschlossen erscheint.

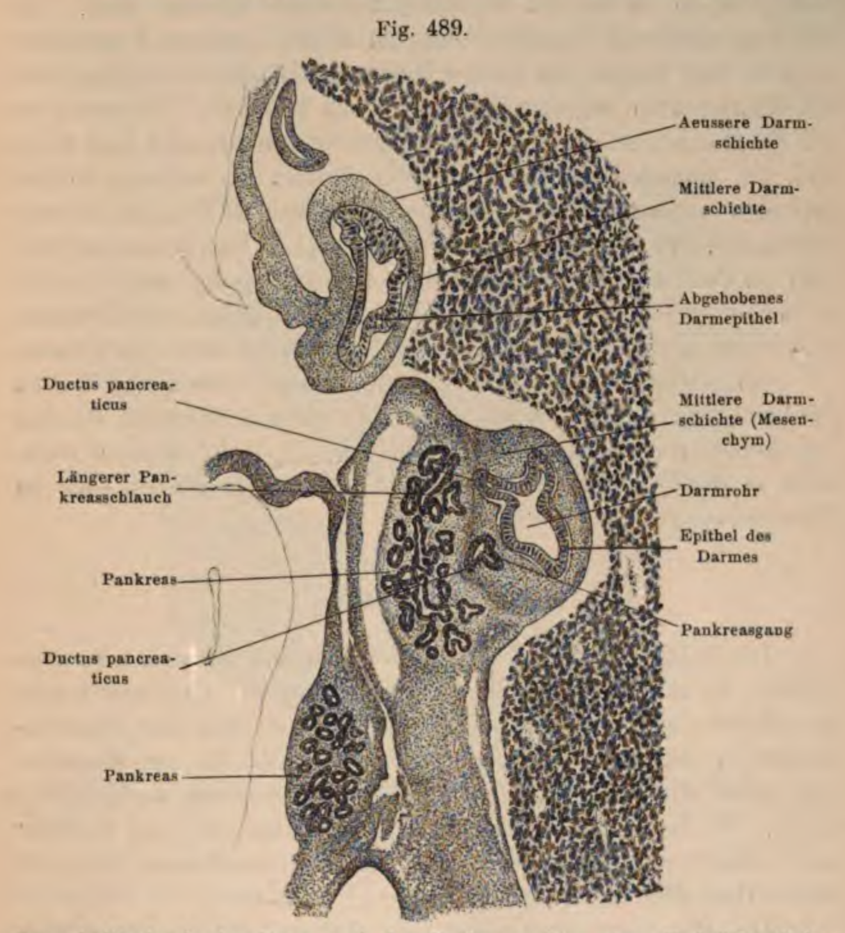
Der dorsale Ductus pancreaticus bildet sich zurück, die beiden ventralen Ductus verschmelzen zu einem einzigen Ductus pancreaticus.

In dem gemeinschaftlichen kurzen Gange sieht man ein cubisches Epithel (Fig. 489), das sich über der ganzen Hervor-

ragung im Darme ausbreitet und sich dann in das Cylinderepithel des Darmes fortsetzt.

Das cubische Epithel setzt sich ferner in die seitlichen Gänge

Fig. 489.



Querschnitt durch den Darm und das Pankreas eines etwa fünfwöchentlichen menschlichen Embryos.

fort, welche die ursprünglichen Pankreasgänge darstellen. Die Pankreasanlage hat beim menschlichen Embryo eine der Längsachse des Embryos parallele Stellung; mit der Lageveränderung des Magens und der Bildung des Netzes erfolgt eine Drehung des Pankreas, wobei sein craniales Ende nach links und der Aus-

führungsgang mit der Mündung nach rechts verschoben wird, bis das Organ seine bleibende Stellung erreicht hat. Im fünften Entwicklungsmonate hat die Verschiebung des Pankreas ihr Ende erreicht, indem es an die dorsale Bauchwand befestigt wird. Die Bauchspeicheldrüse sondert bereits im Embryonalleben Pankreatin, Trypsin und Ptyalin ab. In der Drüse von Neugeborenen lässt sich das Pankreatin regelmässig nachweisen (*Zweifel*). Trypsin ist bei Rindsembryonen von 25 *cm*, bei Schweinsembryonen von 13 *cm* und bei menschlichen Früchten vom fünften bis sechsten Monate gefunden worden; bei neugeborenen Kaninchen ist Trypsin constant vorhanden. Das saccharificierende Ferment (Pankreasptyalin) fehlt im Pankreas neugeborener Menschen vollständig, wohl aber ist es im Pankreas älterer Schweinsembryonen vorhanden; beim Menschen entwickelt es sich erst in den ersten Monaten des Extrauterinlebens.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden die beiden Pankreasgänge aus der Ebene, in welcher sie sich befinden, allmälig verschoben; sie neigen sich in ihrem Verlaufe mehr zu einer senkrecht zu unserer Schnittfläche gestellten Ebene, in der sie auch im Extraembryonalleben verbleiben.

Anlage der Milz.

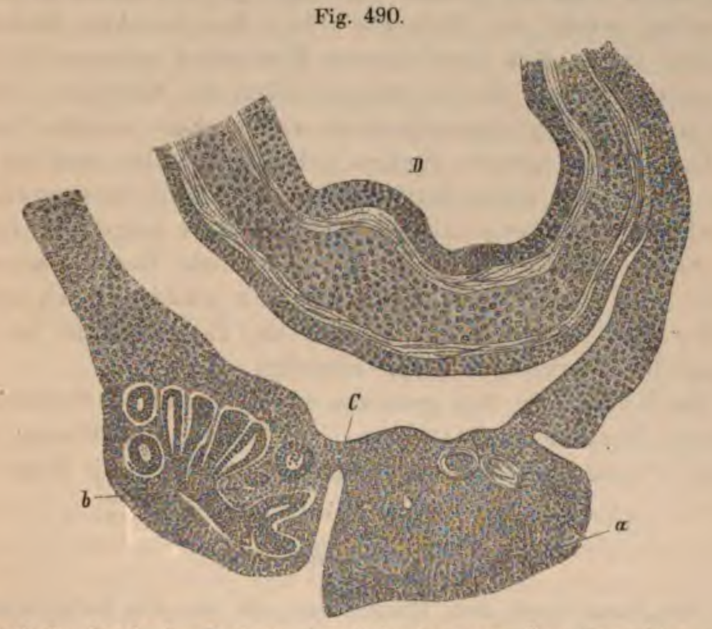
Die Anlage der Milz liegt im Mesogastrium als mesenchymales Gebilde zu einer Zeit, da die Drüsenelemente des Pankreas bereits zu erkennen sind und die Leber unilobulär ist; Milz und Pankreas hängen in ihrer Anlage zusammen, wie *Arnold* für den Menschen und andere Autoren für andere Classen der Amnioten nachgewiesen haben. So fand *Laguesse* ähnliche Verhältnisse bei den Fischen; nach *Maurer* aber sind bei Amphibien auch entodermale Elemente am Aufbau der Milz betheiligt.

Die Milz liegt im Embryo des Huhnes und der Säugethiere mit ihrem Haupttheile links. Auf Querschnitten in der Höhe der Leber findet man dieselbe mit einem Gefässquerschnitte versehen. Es ist die Milz gleichsam eine Zellenmasse des obersten und hintersten Theiles des Mesenteriums, welche in der Nähe des verdickten axialen Theiles unter der Chorda und Aorta liegt; in späteren Entwicklungsstadien wird sie als abgeschnürtes Organ nach links gedrängt, ein Vorgang, der in den Wachsthumsverhältnissen der einzelnen Organe

in der embryonalen Bauchhöhle seine Erklärung findet. Die ersten Gefässe, welchen man in der Milz begegnet, stammen direct aus der absteigenden Aorta.

In späteren Entwicklungsstadien tritt innerhalb der Milz eine Differenzierung der Zellen auf, mit welcher eine Trennung des Pankreas und der Milz einhergeht, die anfangs durch eine breite Verbindungsbrücke vereinigt sind; diese Brücke wird allmälig dünner,

Fig. 490.



Durchschnitt durch den Embryo eines Schweines von 2 *cm* Körperlänge, nach *Peremeschko*. *a* Milz; *b* Pankreas; *C* Verbindungsbrücke; *D* Darmwand mit den in ihr angelegten Schichten.

schwindet jedoch nicht vollständig, sondern stellt längere Zeit eine gleichmässige Zellenmasse dar (Fig. 490), welche in die Bildung des Peritoneums einbezogen wird. Bald darauf sieht man Veränderungen der Elemente der Milz, die zur Bildung eines bindegewebigen Gerüstes führen. Daraus entsteht ein Trabekelsystem, welches von den Mesenchymelementen vorgeformt wird (Reticulum); die dadurch begrenzten Hohlräume werden von der Subintestinalvene oder von der Pfortader mit Gefässen versehen. Das zwischen den Trabekeln liegende Mesenchym gibt die Milzpulpa. Bei Rindsembryonen von

10 *cm* Länge fand *Peremeschko* die einzelnen Bestandtheile der Milz nahezu vollständig ausgebildet, und nach *W. Müller* ist bei menschlichen Embryonen von 8 *cm* Länge die Differenzierung durchgeführt. An späteren Stadien der Säugethierembryonen zeigen sich an Querschnitten der Milz stellenweise kleinere umschriebene Partien, in welchen die grösseren Maschenräume von zarteren Fäden durchzogen sind. In diesen Maschenräumen und zumeist in der Umgebung der Arterien entstehen an den Verzweigungen der zarten Aestchen Zellhaufen, welche die *Malpighi*'schen Körperchen darstellen und dem in der Milz circulierenden Blute einen grösseren Widerstand entgegensetzen als die übrigen Zellen der Milzpulpa, welche leicht in das Blut hineingeschwemmt werden. Eine lacunäre Vascularisation wird in späteren Stadien sichtbar; es gehen von den Lacunen feinere, mit rothen Blutkörperchen gefüllte Seitenwege ab, die als Anlagen der intermediären Gefässräume aufgefasst werden.

Nach *Laguesse* werden in der Milz nicht blos Leukocyten, sondern auch rothe Blutkörperchen gebildet. Auch andere Forscher schliessen sich der Ansicht an, dass die Milz bei der Bildung des embryonalen Blutes betheiligt sei.

Die Kapsel der Milz geht aus den unterhalb des Peritoneums liegenden Mesenchymzellen hervor; sie werden spiralförmig und senden in späteren Entwicklungsstadien Fortsätze in die Tiefe.

Peritoneum.

Man kann nach den Thatsachen, die uns die Entwicklungsgeschichte liefert, keine eigene membranöse Anlage für das Peritoneum im Embryo annehmen; blos das Auskleidungsepithel der Peritonealhöhle, wie wir schon öfters erwähnten, ist bereits in der frühen Embryonalanlage zu sehen. Das eigentliche Gewebe des Peritoneums, sowohl des parietalen als auch des visceralen, geht aus Mesenchymgebilden hervor. Das Peritoneum parietale bildet sich aus der mittleren Schichte der Leibeswandung, das Peritoneum viscerale geht aus jener Schichte hervor, aus der die Strata der Darmwand gebildet werden. Da, wo das Peritoneum parietale ins Peritoneum viscerale übergeht, hängt in frühen Stadien an der Vorderfläche der embryonalen Wirbelsäule der Darm am Mesenterium.

Das Mesenterium ist, wie wir schon oben angeführt haben, ein mesenchymales Gebilde mit einem Ueberzuge von Epithel. In der Höhe des Magens wird aus demselben das beim Embryo verdickte Mesogastrium. Jene Darmabschnitte oder Darmdrüsenorgane, die sich mehr von dem embryonalen Darmrohre entfernen müssen, um ihre spätere Lage zu erlangen, hängen an einem grösseren Stücke des Mesenteriums oder einer längeren Peritonealfalte als andere, welche diese Aenderung des Ortes in der Bauchhöhle nicht vorzunehmen haben. Darmstücke, welche ein sogenanntes partielles Mesenterium haben, entbehren an jener Stelle, die keinen Peritonealüberzug erhalten soll, nur des Peritonealepithels, nie aber des Bindegewebes des Peritoneums. Durch die Lageveränderung der Bauchorgane wird das grosse Netz und das kleine Netz gebildet, deren Entstehung bereits oben beschrieben wurde.

Entwicklung des Darmsystems bei Wirbellosen.

Bei den Medusen, unter denen besonders die Entwicklung von Aurelia aurita durch *Goette* studiert wurde, entsteht durch eine Ektodermeinstülpung gegen die Urdarmhöhle hin mit nachfolgendem Durchbruch eine Communication der Entodermhöhle mit der Aussenwelt mittelst eines vom Ektoderm ausgekleideten Schlundes; dadurch kommt es zur Ausbildung zweier seitlicher handschuhförmiger Einsenkungen, welche man als die zwei ersten Magentaschen bezeichnet; in einer darauf senkrechten Ebene bildet sich ein zweites Paar von Magentaschen als Divertikel des Centralmagens, so dass ein vierstrahlig radiärer Typus erreicht wird, indem die vier Magentaschen in den vier Hauptradien der Meduse gelegen sind. Die Magentaschen setzen sich in Form von Magenrinnen in den Centralmagen fort; die Septa, welche die Magentaschen trennen, werden im Centralmagen zu Längsfalten (Täniolen). Vom Scheitel der Magentaschen wächst je ein cylindrischer Entodermstrang nach oben und aussen und betheiligt sich wesentlich an der Bildung der Tentakel.

Bei den Polychaeten und Oligochaeten nehmen an der Bildung des Darmes alle drei Keimblätter Antheil. Zumeist wird an der Stelle des Blastoporus der bleibende Mund gebildet, und durch Ein-

senkung des Ektoderms entsteht hier ein Vorderdarm in ähnlicher Weise, wie durch eine ektodermale Einstülpung der Enddarm gebildet wird. Bei einigen Anneliden besteht nach *Salensky* die Anlage des Darmes aus einer Gruppe von dotterreichen Entodermzellen, deren mittlere Partie sich auflöst, während die seitlichen Partien zum Epithel des Mitteldarmes umgestaltet werden, so dass der Darm einen allseitig geschlossenen Sack bildet, welcher die in ihm enthaltene Dottermasse resorbiert und sich vorne und hinten mit dem Ektoderm verbindet.

Bei den Hirudineen ist nach *Bergh* der zuerst gebildete Schlund ein transitorisches Gebilde; an seiner Stelle bildet sich durch eine Einstülpung der vereinigten Kopf- und Rumpfkeime die Anlage des definitiven Schlundes, welche mit dem Entoderm in Verbindung tritt, während das Gewebe des alten Schlundes resorbiert wird. Im Pharynx entstehen nach *Leuckart* die Kiefer als faltenförmige, von derber Cuticula überzogene Erhebungen.

Bei einigen Echinodermen entstehen am blinden Ende des Urdarmes zwei symmetrische Ausbuchtungen, welche sich vergrössern, gegen das hintere Ende der Larve hin wachsen und sich vom Darme ablösen. Die linke Blase setzt sich durch einen Schlauch mit der Rückenfläche der Larve in Verbindung und schnürt sich in ihrem hinteren Abschnitte ein; der dadurch abgetrennte vordere Abschnitt der Blase ist die erste Anlage des Wassergefässsystems und bildet sich bald in ein fünflappiges Gebilde um; der Rest der linken Blase und die rechte Blase bilden die Anlage der Leibeshöhle. Diese Bildung der Leibeshöhle erleidet bei den verschiedenen Ordnungen der Echinodermen mancherlei Modificationen.

Bei den Crustaceen ist nach Ablauf der Keimblätterbildung das Blastocoel von Nahrungsdotter erfüllt; späterhin liegt die gesammte Nahrungsdottermenge in der Mitteldarmanlage. Die Entwicklung des Mitteldarmes erfolgt nach *Heider* in drei verschiedenen Typen unter Filtration des Nahrungsdotters wie bei Astacus, unter Durchwanderung des Nahrungsdotters wie bei Palaemon, oder unter Umwachsung des Nahrungsdotters wie bei Mysis und Ligia. Bei Astacus wird der Nahrungsdotter aus der primären Leibeshöhle successive in das Innere der Entodermzellen aufgenommen; wenn diese Aufnahme unter Entwicklung der secundären Dotterpyramiden beendigt ist, so erscheinen die Kerne der Entodermzellen an die

Oberfläche des Nahrungsdotters gerückt, und dort bildet sich das Epithel des Mitteldarmsäckchens aus, in dessen Innerem schliesslich die ganze Dottermasse gelegen ist und das in das Lumen des späteren Mitteldarmes übergeht. Die Entodermzellen verlieren hier niemals den epithelialen Zusammenhang. Der ursprünglich ausserhalb des Entodermsäckchens gelegene Nahrungsdotter tritt durch die Wand des Säckchens schliesslich in das Lumen desselben selbst ein. Diese Art der Mitteldarmbildung scheint sehr vereinzelt zu sein. — Bei dem zweiten Typus verlieren die Zellen des durch Invagination entstandenen Gastrulasäckchens sehr bald ihren epithelialen Zusammenhang, so dass das Säckchen selbst unter diesem Auflösungsprocess scheinbar verschwindet. Die Entodermzellen treten vereinzelt in der Form amöboider Wanderzellen in den Dotter ein und durchwandern ihn, um sich schliesslich an der Oberfläche desselben zur Bildung des Mitteldarmepithels anzuordnen. Dieser Entwicklungsgang findet sich unter den Crustaceen sehr verbreitet und auch bei manchen anderen Arthropodengruppen vertreten. Während des Durchwanderns des Nahrungsdotters findet oft eine der Furchung ähnliche neuerliche Abgrenzung der Dotterzellen statt (Dotterfurchung). Bei dem dritten Typus, der sich ebenfalls nicht blos bei den Crustaceen, sondern auch bei den Scorpionen und den Insecten findet, bleibt die Hauptmasse der Entodermzellen nahe ihrer Ursprungsstelle an der Oberfläche des Nahrungsdotters liegen, um sich später in zwei paarige, unter dem Keimstreifen gelegene, scheibenförmige Entodermzellschichten umzugestalten, welche sich durch Zelltheilung vergrössern, an der Oberfläche des Nahrungsdotters ausbreiten und ihn allmälig umwachsen; nur ein kleiner Theil der Entodermzellenmasse nimmt an dem späteren Aufbau des Mitteldarmes keinen Antheil; sie treten in den Dotter ein, zerstreuen sich in ihm und dienen als Vitellophagen für die Assimilation des Nahrungsdotters. Die Vorderdarmeinstülpung trennt sich in den engeren Oesophagus und den weiteren Magen; an dem Magen bilden sich aus Epithelverdickungen die Zahnplatten und aus ventralen Divertikeln die Gastrolithensäckchen; nach *Reichenbach* hat der aus dem Ei schlüpfende Flusskrebs zwei Gastrolithen im Magen.

Auch bei den Arachnoiden sind Vorderdarm und Enddarm ektodermale Bildungen. Der Vorderdarm entsteht viel früher als der Enddarm; aus der Vorderdarmeinstülpung entstehen Pharynx,

Oesophagus und Saugmagen; Pharynx und Saugmagen sind durch starke Muskelzüge mit der Körperwand verbunden. Der Mitteldarm geht aus den im Dotter vertheilten Entodermzellen als ziemlich späte Anlage hervor, indem am Vorderende des Proktodeums eine Ansammlung von Entodermzellen entsteht, die sich in regelmässiger Weise an der Peripherie des Dotters zu einem Epithel anordnen und so ein hinten geschlossenes, nach vorne offenes Gebilde formen; eine ähnliche Bildung tritt am blinden Ende des Stomodeums auf, und erst durch ein Gegeneinanderwachsen der offenen Enden nach dem Ausschlüpfen des Thieres aus dem Ei enthält der Mitteldarm seinen Abschluss; er vereinigt sich später mit dem Vorderdarm und dem Enddarm. — Vor der Ausbildung des Mitteldarmes entsteht an dem splanchnischen Blatte des Mesoderms, welches beim Fehlen des Mitteldarmepithels dem Dotter direct anlag, eine ziemliche Menge von Falten, welche in die Dottermasse hineinwuchern und einzelne Complexe derselben fast ganz von der Hauptmasse isolieren. In diesen abgespaltenen Dotterabschnitten erfolgt eine neue Bildung von Epithel, welches dann dicht unter dem splanchnischen Blatte des Mesoderms liegt. An den Stellen, wo die abgespaltenen Complexe mit der Hauptmasse des Dotters in Verbindung bleiben, entstehen die Ausführungsgänge der Leber, deren gelappter Bau in Folge weiterer Ausbuchtungen der Wandung entsteht. Eine ähnliche Entwicklung zeigt sich bei der Leber der Crustaceen. An der Stelle, wo der Mitteldarm in den Enddarm übergeht, gehen zwei lange, schlauchförmige Anhangsgebilde ab, welche als *Malpighi*'sche Gefässe angesprochen werden.

Bei den Insecten wird der Mitteldarm von zwei getrennten entodermalen Anlagen hergeleitet, welche anfangs als einfache Zellanhäufungen den ektodermalen Einstülpungen des späteren Vorderdarmes und Enddarmes angelagert sind und bald durch fortschreitende Zelltheilung eine u-förmige Gestalt annehmen; dadurch, dass die Schenkel der beiden u-förmigen Anlagen gegeneinander wachsen, entstehen zwei paarige Entodermstreifen, welche an den Seiten des Embryonalleibes der ganzen Länge nach ziehen und am vorderen und hinteren Ende ineinander übergehen. Sie liegen dicht unter den Ursegmenten und erhalten von dem dorsalen Theile derselben einen Ueberzug (splanchnisches Blatt); die Entodermstreifen mit dem dicht anliegenden splanchnischen Blatte bilden die Mittel-

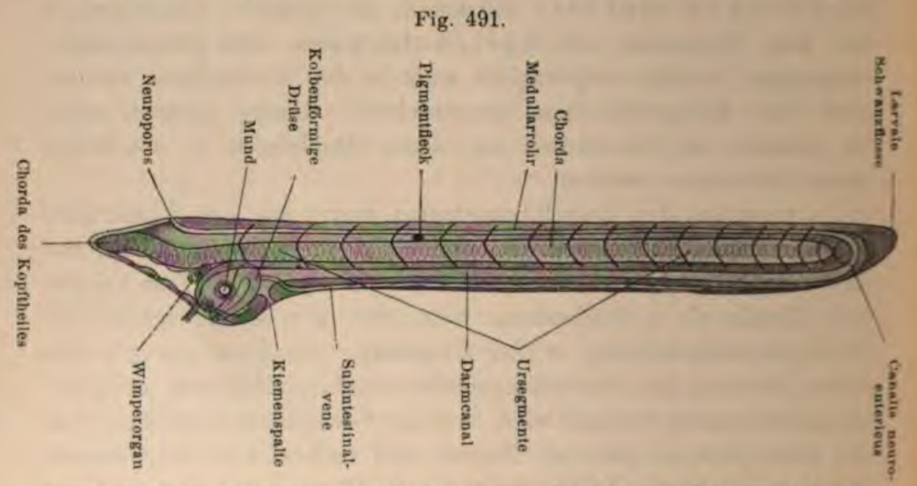
darmanlage, welche sich an der Oberfläche des Nahrungsdotters ausbreitet und ihn schliesslich vollständig umwächst; die beiden Mitteldarmstreifen vereinigen sich zunächst im Bereiche der ventralen Mittellinie und dann in dem der dorsalen Mittellinie, wodurch der Nahrungsdotter in das Innere der Mitteldarmanlage gelangt. Die Verbindung der Vorder- und der Enddarmeinstülpung mit dem Mitteldarm erfolgt verhältnismässig frühzeitig; bei vielen Larven der Hymenopteren, wie bei Apis, unterbleibt aber die Verbindung zwischen dem Mitteldarm und dem Enddarm (*Heider*). Die *Malpighi*'schen Gefässe entstehen als paarige Ausstülpungen aus dem Enddarme. Die Speicheldrüsen sind Ektodermeinstülpungen, welche ursprünglich nicht in den Vorderdarm, sondern nach der Körperoberfläche ausmündeten. Einige Autoren sehen sie deshalb als Hautdrüsen an, deren Mündungen in die Mundhöhle einbezogen wurden.

Auch bei den Lamellibranchiaten finden wir den Vorderdarm und den Enddarm durch Einstülpung des Ektoderms entstanden, und der Urdarm gestaltet sich zum Mitteldarm um, der mit dem Vorder- und Enddarm in Verbindung tritt. Bei der Auster scheint die Vorderdarmeinstülpung in der Umgebung des Blastoporus aufzutreten, so dass die Verbindungsstelle zwischen Ektoderm und Entoderm nach innen versenkt wird. Aus der Vorderdarmeinstülpung geht der Oesophagus hervor; Magen und Leber sind entodermaler Natur. In einigen Fällen fehlt die Enddarmeinstülpung und der After wird durch directe Verschmelzung des Entoderms mit dem Ektoderm gebildet, so dass der hintere Theil des Darmes entodermaler Natur ist. Die weitere Ausbildung des Darmes besteht in einem Längenwachsthum und in Schlingenbildung. Die Leber entsteht aus dem Magen paarig als taschenförmige Ausstülpung, welche zu einem kugelförmigen Säckchen wird; diese Säckchen lassen rhythmische Bewegungen erkennen, welche von *Lovén* und *Ziegler* auf Mesodermzellen zurückgeführt werden, die sich bereits der Entodermwand anlegten. Die anfangs weiten Mündungen der Leber in den Darm verengen sich später zu den Ausführungsgängen; die einzelnen Lappen der Leber entstehen durch Ausbuchtungen der Lebersäckchen.

Bei den meisten Gastropoden ist der Vorderdarm ektodermaler Natur, der Enddarm aber entodermal, und der After durch Ver-

schmelzung des entodermalen Darmes mit der Körperoberfläche entstanden. An der Vorderdarmeinstülpung bildet sich eine ventrale Aussackung, die Zungentasche, welche bei Helix oberflächlich neben der Einstülpungsöffnung des Vorderdarmes liegt; in der Zungentasche bildet sich eine Reibplatte (Radula), welche Zähne trägt. Aus der vor der Zungentasche gelegenen Partie des Vorderdarmes gehen durch Einstülpung die Speicheldrüsen hervor. Bei Paludina wird nach *Bütschli* die ventrale Wand des Mitteldarmes durch Vergrösserung der Zellen und Einlagerung von Dottertropfen

Fig. 491.



Amphioxuslarve mit Anlage der Mundöffnung und der ersten Kiemenspalte, von der linken Körperseite gesehen, nach *Hatschek*.

besonders umfangreich und wird zur Leber, während die dorsale und vordere Partie, mit welchen sich der Oesophagus verbindet, sackförmig absetzt und zum Magen wird. Die Leber ist anfangs rund und wird später gelappt.

Bei den Tunicaten besteht die Darmanlage in frühen Stadien aus einer vorderen prächordalen Erweiterung und einer darauf folgenden, unter der Chorda gelegenen, aber noch dem Rumpfabschnitte angehörigen verengerten Partie, welche sich direct in den subchordalen Entodermzellstrang der Schwanzregion fortsetzt, der nach *Heider* u. A. das Rudiment des Schwanzdarmes darstellt. Nach *Kowalewsky* geht aus der prächordalen Erweiterung der Kiemendarm hervor und aus dem subchordalen Rumpftheil des

Darmes durch Längenwachsthum der Oesophagus der Magen und das Intestinum; die Afteröffnung bildet sich dadurch, dass das blinde Ende dieses Darmabschnittes mit einer Ektodermeinstülpung (Cloakenbläschen) in Verbindung tritt. Die Mundöffnung der Larve entsteht erst kurz vor deren Ausschlüpfen durch die Anlagerung des blinden vorderen Darmendes an eine Ektodermverdickung und nachfolgenden Durchbruch.

Beim Amphioxus entsteht die von *M. Schultze* zuerst beschriebene kolbenförmige Drüse (Fig. 491) durch eine quere Faltenbildung des Darmes. Sie liegt im Bereiche des ersten Ursegments und entwickelt sich aus einer Falte, welche von der rechten Körperseite ventralwärts nach der linken Seite zieht und sich als ein selbständiges Rohr von dem Darme abschnürt; der linke Abschnitt ist verengt und mündet vor der Mundspalte nach aussen, der rechte Abschnitt endigt anfangs blind und tritt später nach *Ray Lankester* in Verbindung mit dem Darmlumen. Die Mundöffnung bildet sich dadurch, dass sich die Darmwand an eine scheibenförmige Verdickung des Ektoderms anlegt und hier durchbricht, so dass die Mundöffnung von einem Ektodermwalle umgeben ist. Die Afteröffnung bricht an dem hintersten Ende des Darmcanales an der linken Körperseite nach aussen durch, wobei gleichzeitig die hier zwischen dem Darm und dem Medullarrohre bestehende Verbindung (Canalis neuroentericus) aufgehoben wird. Die Leber tritt als unpaares, unverzweigtes Divertikel des Darmcanales auf der linken Seite unmittelbar hinter der Kiemenregion auf, das sich nach vorne wendet.

Die Eihüllen und die Placenta.

Die Embryonen jener Wirbelthiere, die lebende Junge gebären, liegen nicht der Uteruswand direct an; man trifft sie in der Uterushöhle in einer oder mehreren Hüllen liegend, innerhalb welcher sich eine mehr oder weniger reiche klare Flüssigkeit findet. Diese Hüllen können nach ihrer Entstehungsweise verschiedener Art sein. Entweder stammen sie vom Mutterboden oder vom Embryo. Im letzteren Falle gehen sie aus den Elementen hervor, welche dem Embryo zum Aufbau dienen.

Beim Menschen und den Säugethieren sind diese Hüllen, welche im Allgemeinen Eihüllen oder Eihäute genannt werden, am vollkommensten ausgebildet. Bei den Vögeln wird der Embryo von einer Hülle vollständig umschlossen; um sie herum liegt eine zweite, nicht geschlossene Hülle. Vom Mutterboden kann selbstverständlich beim Vogelembryo, wie überhaupt bei allen jenen Thieren, deren Ei sich ausserhalb des Mutterleibes entwickelt, keine Hülle während der Entwicklung geliefert werden. Bei den niederen Classen der Wirbelthiere trifft man bei den Lebendgebärenden im Embryonalleben Hüllen, deren Zusammenhang mit dem Embryo während der Entwicklung nicht nachweisbar ist, weswegen man auch diese als einen vom Mutterleibe dem Embryo beigegebenen Theil betrachten kann. Diese vom Mutterboden mitgegebene Hülle wird als mütterliche Eihülle (accessorische Eihülle) bezeichnet.

Im menschlichen Uterus findet man nach Ausbildung der Eihäute den Embryo von drei Hüllen umgeben. Die Hülle, welche der Uteruswand anliegt und mit ihr theilweise verbunden ist, ist dickwandig und undurchsichtig und entsteht aus der verdickten Schleimhaut des Uterus; sie stellt uns die Decidua dar. Hierauf folgen zwei durchsichtige bindegewebige Membranen: die

der Decidua anliegende wird Chorion, die zweite, welche zwischen dieser und dem Embryo liegt, wird Amnion genannt. Das Amnion bildet um den Embryo einen Sack, in welchem sich eine Flüssigkeit — die Amnionflüssigkeit — befindet. Amnion und Chorion werden vom Embryo geliefert und stellen die eigentlichen Eihäute (fötale Eihüllen) dar.

Da wir nicht bei allen Wirbelthieren ein Amnion finden, so unterscheiden wir amnionlose Thiere (Anamnier) und Amnionthiere (Amnioten). Zu den Anamniern gehören der Amphioxus, die Cyclostomen, die Fische und die Amphibien. Einige von ihnen besitzen einen Dottersack als Anhang des Darmrohres. In die Gruppe der Amnioten zählen die Reptilien, die Vögel und die Säugethiere; die Reptilien und Vögel werden häufig nach dem Vorschlage von *Huxley* als Sauropsiden zusammengefasst, so dass man die Amnionthiere in die eierlegenden Sauropsiden und in die lebendgebärenden Säugethiere eintheilen kann.

Die Säugethiere können nach der Ausbildung des Chorions in zwei Gruppen geschieden werden, je nachdem sich auf dieser Eihülle Zotten bilden oder nicht. Jene Thiere, wie die Monotremen und die Marsupialia, welche ein zottenloses Chorion besitzen, heissen Achoria; die übrigen Säugethiere, deren Chorion zahlreiche Zotten mit embryonalen Gefässen besitzen, werden ihnen als Choriata gegenübergestellt.

Die Bildung des Amnions.

Wie schon an einer früheren Stelle angeführt worden ist, entsteht das Amnion durch Bildung von Falten um den Embryonalleib, welche am Kopfe und am Schwanze früher als an den Seitentheilen des Embryos auftreten. Diese Falten schliessen sich einerseits am Rücken des Embryos, anderseits am Bauche an der Stelle des Nabels, wodurch ein Sack um den Embryo gebildet wird. Dieser Sack wird Amnionsack und die Membran, welche die Wandung des Amnionsackes bildet, Amnion genannt.

Das Amnion ist eine durchsichtige Membran, die an dem Nabel eingezogen erscheint. Der Amnionsack ist elliptisch geformt und trägt in sich eine helle, in späteren Stadien schwach weingelb gefärbte Flüssigkeit (Amnionflüssigkeit). Im ganz jungen Ei der

Wirbelthiere ist die Flüssigkeit nur in sehr geringer Menge vorhanden, da der Amnionsack verhältnismässig klein ist und seine Wandung von der Oberfläche des Embryos nicht weit abliegt. Späterhin, etwa in der Mitte des Embryonallebens, wird die Menge der Amnionflüssigkeit grösser; gegen Ende der Schwangerschaft nimmt sie wieder ab (*Döderlein*). *Gassner* fand im neunten Monate des menschlichen Embryonallebens 1618 *g* Amniosflüssigkeit, welche etwa 27 *g* pro Kilogramm Muttergewicht entsprachen; im siebenten Monate fand *Gassner* 1004 *g*, also 17·87 *g* pro Kilogramm Muttergewicht.

Das specifische Gewicht schwankt nach den Angaben von *Winckel* zwischen 1003·6 und 1008·6. Die Reaction ist alkalisch. Bei der mikroskopischen Untersuchung findet man Plattenepithelien von der Oberfläche des Embryos und Lanugohärchen. Schon *Berzelius* und *Vauquelin* haben die Amniosflüssigkeit chemisch untersucht und Eiweiss und Schleim neben Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Phosphor und Chlor gefunden. Man findet zuweilen auch Harnstoff, der dem embryonalen Harn entstammen dürfte, und Gallenfarbstoffe, welche die weingelbe Farbe der Amnionflüssigkeit bedingen dürften und aus dem entleerten Darminhalt des Embryos stammen. Auch Fett ist gefunden worden (*Labruhe*). *Claude Bernard* wies Zucker in der Amnionflüssigkeit nach. Neuere Untersuchungen stammen von *Fehling, Scherer, Prochownik, Winckel, Harnack* und *Döderlein,* die sich theils auf die Amnionflüssigkeit beim Menschen, theils auf die bei der Kuh beziehen. Der Wassergehalt der Amnionflüssigkeit beträgt 97·584—99·15%; *Labruhe* fand gegen Ende des achten Schwangerschaftsmonates 1·225% feste Bestandtheile und 0·358% Eiweiss. *Spiegelberg* fand im sechsten Schwangerschaftsmonate 0·36% Harnstoff, *Prochownik* am Ende der Schwangerschaft 0·046% Harnstoff und 0·5596% Chlor.

Bei den Wiederkäuern stellt das Amnionwasser in der ersten Hälfte der Trächtigkeit eine klare gelbliche Flüssigkeit von alkalischer Reaction dar, die in der zweiten Hälfte der Trächtigkeit schleimig wird; am Ende der Trächtigkeit ist sie beim Rinde eine weisslich opalescierende, stark schleimige, sich zu langen Schnüren ziehende Flüssigkeit, die nicht selten zahlreiche spindelförmige Haarballen enthält.

Bezüglich der Entstehung des Amnions war man zu verschiedenen Zeiten verschiedener Meinung. Zu Beginn des Studiums

der Eihüllen glaubte man, dass der Embryo sich im Amnion bilde, und dass dieses eine Oeffnung besitze, durch welche die Gebilde des Nabelstranges heraustreten. Später meinte man, dass der Embryo ausserhalb oder auf dem Amnion entstehe und sich dann rückwärts in dasselbe einsenke. *v. Baer* war der Erste, der durch seine Forschungen als unzweifelhaft festgestellt hat, dass das Amnion eine vom Embryo ausgehende Bildung ist und aus dem Blastoderma hervorgehe. Er schilderte die Entwicklung des Amnions folgendermassen: Das äussere Keimblatt (seröse Blatt) schlägt sich faltenartig über den Rücken des Embryo, die Falten berühren sich, verwachsen mit einander, und dadurch entsteht eine Hülle, die den Embryo in Form eines Sackes einschliesst; die Amnionhöhle steht vor dem Abschliessen mit der Umgebung in Communication. Dieser Ansicht schlossen sich auch die späteren Beobachter an, nur dass sie die Amnionbildung vom Standpunkte der Dreiblättertheorie schilderten, nach welcher nicht das ganze seröse Blatt *Baer's* zur Verwendung für das Amnion gelangt, sondern nur eine bestimmte Schichte desselben. Bei *Reichert* finden wir, dass das Amnion jener Theil der Membrana reuniens superior (vgl. S. 425) ist, der sich über die Kopfabtheilung des Embryos und über die obere Wirbelsäule verlängert. Die anfangs dicken Amnionplatten wachsen, sich mehr verdünnend, nach aufwärts und vereinigen sich über der Wirbelröhre zwischen der einander entgegenkommenden Kopf- und Schwanzscheide (Amnionnabel). Die Amnionhöhle ist fertig, ihre Wandung stellt die über die Wirbelröhre verlängerte und vereinigte Membrana reuniens superior dar.

Nach *Remak* wird das Amnion vom äusseren Keimblatte und von der Hautmuskelplatte des mittleren Keimblattes gebildet. Sowohl das Kopfende als die dem Kopfende näher gelegenen Theile des Embryonalleibes sind vom Amnion früher als der übrige Körper bedeckt.

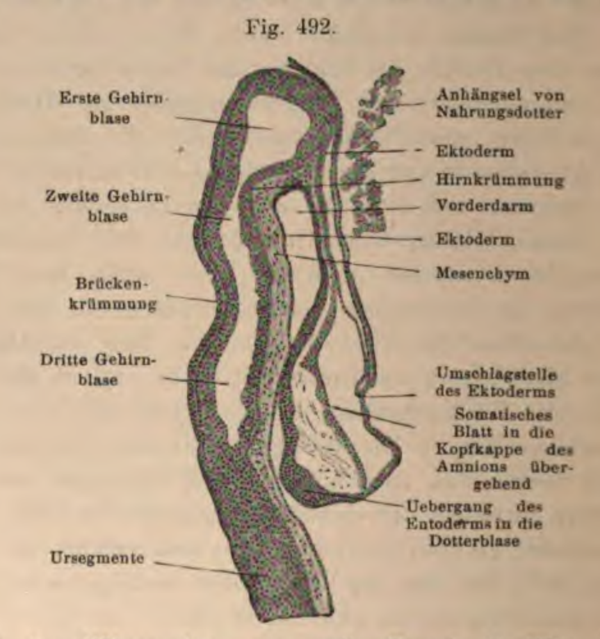
His lässt bei dem Hühnchen das Amnion aus dem oberen Keimblatte und der oberen Nebenplatte hervorgehen.

Nach *Oppel* legt sich beim Menschen das Amnion ausserordentlich früh an und ist noch vor Verschluss der Medullarrinne wohl ausgebildet; bei den übrigen Säugern entsteht es relativ später und tritt am spätesten in der Classe der Vögel auf. Auch der Abschluss des Amnions variiert; bei einzelnen Säugethieren erfolgt

der Amnionschluss in den frühesten Embryonalstadien, bei den anderen später, bei den Sauropsiden noch später.

Einige Autoren nehmen an, dass das Amnion infolge einer durch die Schwere des Embryonalleibes verursachten Zugwirkung durch Faltenbildung des Ektoderms und des somatischen Mesodermblattes entsteht. Andere leiten das Entstehen der vorderen Amnionfalte von der Zunahme der Kopfkrümmung und das Entstehen der

Fig. 492.



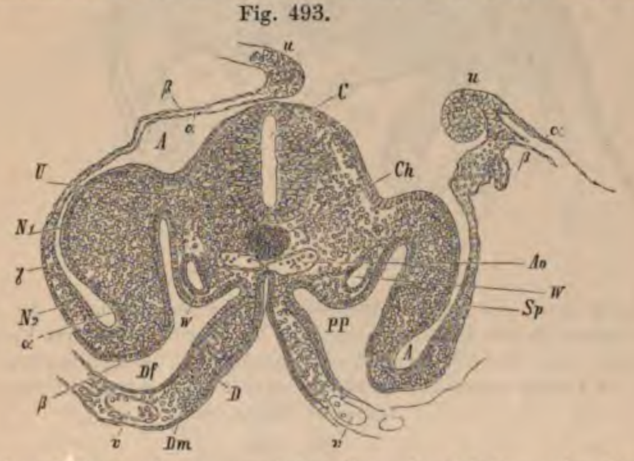
Längsschnitt eines Hühnerembryos vom zweiten Tage in der Höhe des Vorderdarmes.

hinteren Amnionfalte vom Wachsthum der Allantois ab. *Mehnert* wendet dagegen mit Recht ein, dass beim Menschen das Amnion bereits ganz geschlossen sei, ehe sich die Allantois anlegt.

Die vordere Amnionfalte entsteht dadurch, dass sich das Ektoderm und die Somatopleura über dem Kopfe des Embryos erheben (Fig. 492) und bei ihrem Wachsthum in der Richtung gegen das Schwanzende ziehen. Die hintere Amnionfalte umfasst gleichfalls das Ektoderm und das somatische Mesodermblatt, welche sich über den Schwanztheil des Embryos erheben und einen Ueberzug über den Schwanztheil bilden; die Falte am Schwanztheil

ist bedeutend schwächer als die Falte am Kopftheil. Die erstere wird als Schwanzkappe, die letztere als Kopfkappe bezeichnet. Gleichzeitig mit der Bildung dieser Falten erfolgt eine seitliche Faltenbildung im Gebiete des Ektoderms und des somatischen Blattes; diese Falten streben auch gegen den Rücken des Embryos, wo sie in die Kopfkappe und Schwanzkappe direct übergehen; es bleibt somit nur am Rückentheile eine Oeffnung, der Amnionnabel (Fig. 493), durch welche die Oberfläche des embryonalen Leibes mit der Aussenwelt in Verbindung steht; die Oeffnung wird allmälig

Fig. 493.



Querschnitt eines Hühnerembryos am vierten Tage der Bebrütung in der Höhe des Amnionnabels. *C* Centralnervensystem; *Ch* Chorda dorsalis; *Ao* Aorta; *D* Entoderm; *Dm* Darmplatte; *Df* Splanchnopleura; *W* Ausführungsgang des *Wolff*'schen Körpers; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Sp* Seitenplatte; *U* Ursegment; N_1 Mesenchymmasse in der Seitenplatte; N_2 Mesenchymgebilde in dem Amnion; α inneres Epithel des Amnions als Fortsetzung des äusseren Keimblattes; β äusseres Epithel als Fortsetzung des somatischen Blattes in das Amnion; *A* Amnionhöhle als unvollkommen abgeschlossen; *uu* Amnionnabel; *v* Durchschnitte der Vasa omphalo-mesaraica.

kleiner, und wenn sich die Falten vollständig vereinigt haben, ist der Amnionsack abgeschlossen; man sieht an ihm einen Theil abgeschnürt, der bei der Schilderung des Chorions eine nähere Berücksichtigung finden wird. Die am Rücken des Embryos befindliche Höhle ist nicht symmetrisch in der Mitte gelegen, sondern ist, wie man sich an Querschnitten von Säugethieren und Vögeln überzeugen kann, durch Asymmetrie der Seitenfalten (Fig. 494) bald nach der einen Seite, bald nach der anderen Seite verschoben (*Schenk*).

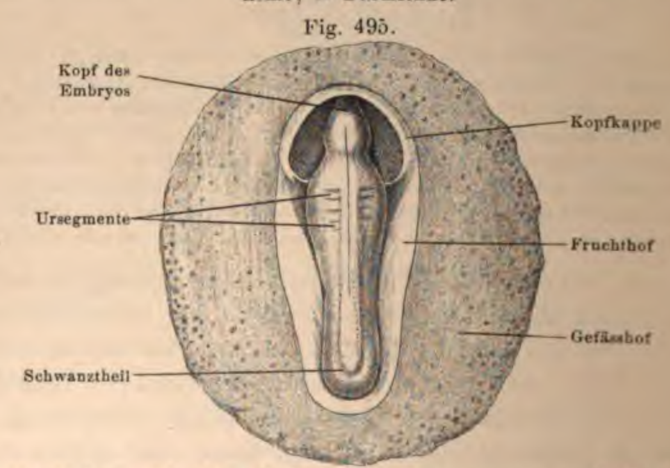
Das Amnion von Emys europaea besitzt nach *Mehnert* nur eine Kopffalte (Fig. 495); die Schwanzfalte und die selbständigen Seiten-

Fig. 494.



Querschnitt durch den Amnionnabel eines Hühnerembryos nach der Vereinigung der verdickten Stellen der Amnionschlinge. α Aeusseres, β inneres Keimblatt, noch als Schlinge sich umbiegend; *U* Mesenchymgebilde; *A* Amnionhöhle; *C* Nervensystem; *Ch* Chorda dorsalis; *v* Gefässdurchschnitte; *Ao* Aorta; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *D* Darmrinne.

Fig. 495.



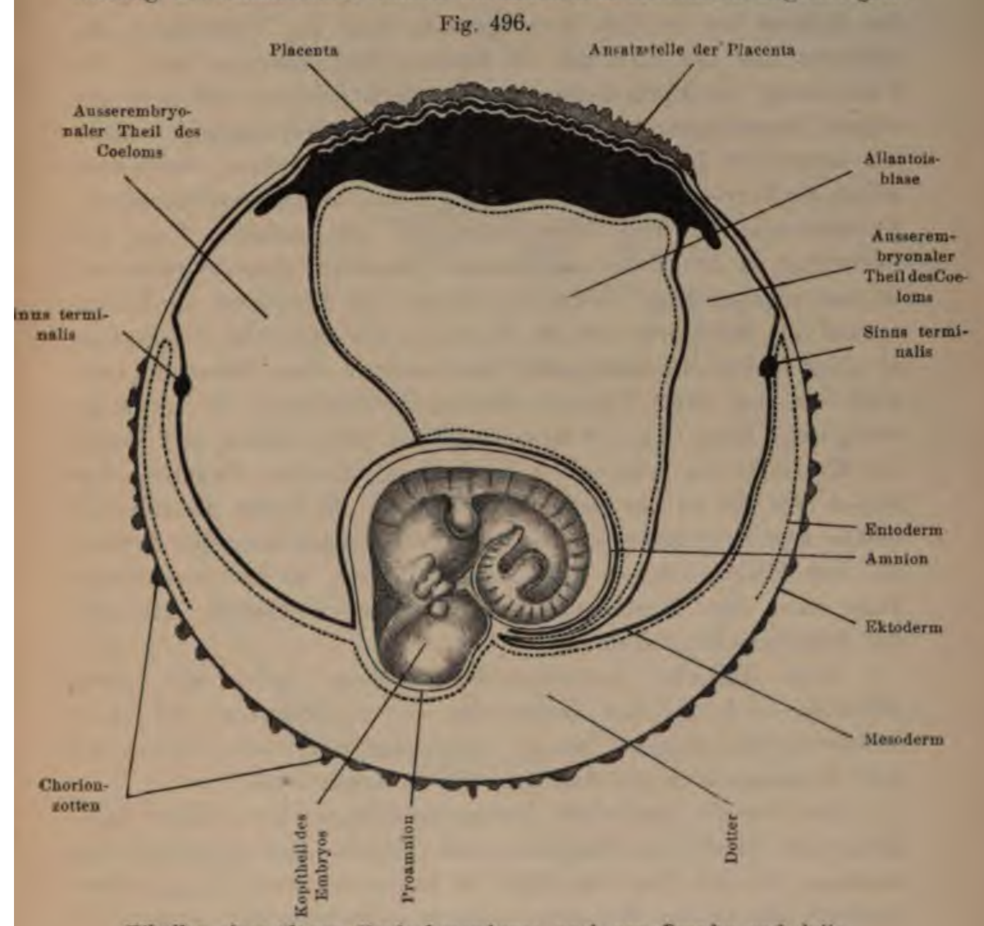
Oberflächenansicht eines Embryos von Emys europaea, nach *Rathke*.

falten fehlen. Der mediane Theil der Kopffalte wächst weniger schnell als die seitlichen Theile, und der Amnionrand stellt in vorgerückten

Stadien ein ovales, über dem Schwanz des Embryos gelegenes Loch dar. Die Amnionfalte besteht in früheren Stadien aus den Zellenlagen des Ektoderms, an welche später das Mesoderm hinzutritt.

Das Amnion besitzt an seiner äusseren Oberfläche die Fortsetzung des somatischen Blattes als einen dem Mesoderm angehörigen

Fig. 496.



Eihüllen eines älteren Kaninchenembryos, nach *van Beneden* und *Julin*.

Epithelüberzug, während seine innere Lage die Fortsetzung des Ektoderms ist, also eine ektodermale Epithelauskleidung besitzt. Die vom Amnion abgeschnürte Zellenlage am Rücken des Embryos, welche als Chorion oder Serosa beschrieben wird, besteht gleichfalls aus zwei Zellenlagen, welche aber in umgekehrter Ordnung

entstehen, indem das Epithel der ektodermalen Lage nach aussen, das Epithel der mesodermalen Lage nach innen liegt.

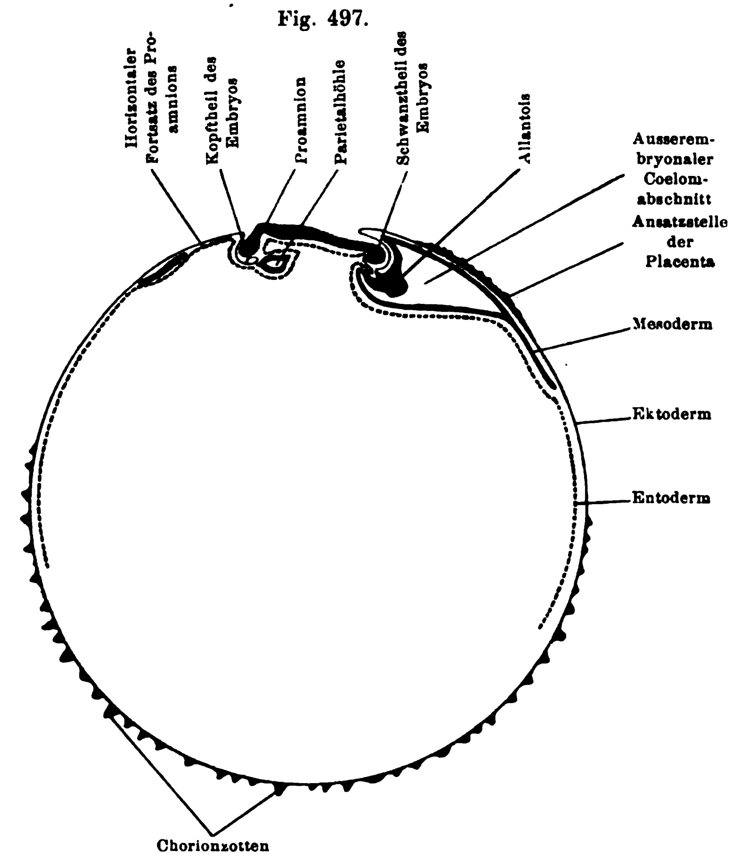
Die Vereinigung der Serosa mit dem Amnion hat in neuerer Zeit durch die Arbeiten von *Hirota, Fuelleborn* und *Mitsukuri* eine weitere Beachtung erfahren. Bei der Betrachtung der Eihäute des Huhnes hat es sich herausgestellt, dass die Verbindung des Amnions und des Chorions am Rücken des Embryos durch die Verdickung der Epithelzellen im Ektoderm dauernd und noch am letzten Bebrütungstage nachweisbar ist. Diese Vereinigung, welche ich schon vor fünfundzwanzig Jahren abgebildet habe, bezeichnet *Hirota* als Sero-amniotic Connection; ihre anfangs continuierliche Ektodermschichte wird beim Hühnchen vom sechsten Tage der Bebrütung an durch das angrenzende Mesoderm durchbrochen und ist am zehnten Tage vollständig durch das Mesoderm verdrängt, worauf das Mesoderm und die Serosa in der Nähe der Connection zu einer breiten Mesodermplatte verschmelzen; diese Mesodermplatte wird nun vom elften Tage an siebartig durchbrochen, bis nur einige strangartige Reste von der Mesodermplatte übrig bleiben und wieder das Ektoderm des Amnions in Verbindung mit dem Ektoderm der Serosa tritt. Da an der Stelle der Connection die Spitze des Eiweisssackes liegt, tritt durch die siebartigen Oeffnungen derselben Eiweiss aus dem Eiweisssacke in die Amnionhöhle ein, so dass man einige Tage nach dem Durchbrechen der Connection Eiweiss innerhalb des Amnionsackes findet.

Eine ähnliche Amnionserosaverbindung findet sich nach *Mitsukuri* auch bei den Embryonen von Schildkröten, und nach *Mehnert* besteht längere Zeit ein Canal, durch welchen Eiweiss aus dem Eiweisssack in die Amnionshöhle gelangen kann.

van Beneden und *Julin* haben beim Kaninchen, *Heape* beim Maulwurf, *Strahl* bei Reptilien und Vögeln den Abschnitt des Amnions, der sich über den Kopf des Embryos zurückschlägt, näher studiert; hier ist das Mesoderm anfangs nicht betheiligt, sondern es ist blos eine Falte des Ektoderms vorhanden, welcher sich das Entoderm der Dotterblase anlegt (Fig. 496), so dass Ektoderm und Entoderm, die beiden primären Keimblätter, aneinander liegen (Fig. 497). Dieser Zustand bleibt aber nicht dauernd erhalten, da das Mesoderm zwischen die beiden Blätter hineinwuchert und das Amnion vom Dottersack loslöst. Der mesodermfreie Theil des

Amnions wird nach dem Vorschlage von *van Beneden* als Proamnion bezeichnet. Nach *Semon* bildet sich auch bei Echidna eine mesodermfreie Proamnionfalte, in welche erst später das Mesoderm hineinwächst. Bei den jüngsten menschlichen Embryonen hat man

Fig. 497.



Eihüllen eines Kaninchenembryos mit neun Ursegmenten, nach *van Beneden* und *Julin*.

kein Proamnion gefunden; bei jenen Thieren, bei welchen eine frühzeitige Betheiligung des Mesoderms an der Amnionbildung erfolgt, scheint das Mesoderm bei der Bildung der Kopfkappe betheiligt zu sein, so dass hier ein Proamnion fehlt (Nagethiere, Schaf). Beim Opossum ist der ganze Embryo von einem Proamnion umhüllt.

Die Ursache der Faltenbildung ist noch nicht aufgeklärt. Man meint, dass der Embryo in Folge seiner Gewichtszunahme in den

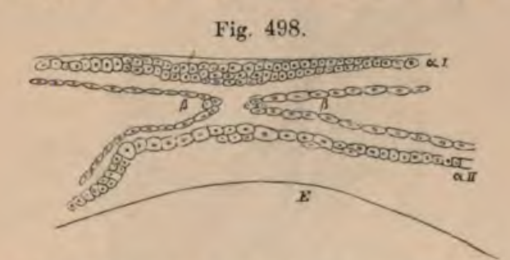
Dotter einsinke und dadurch im primitiven Chorion eine Zellwucherung veranlasse (*van Beneden* und *Julin*).

Um die Art und Weise der Vereinigung der Amnionfalten auf Durchschnitten näher kennen zu lernen, genügt es, eine Reihe aufeinanderfolgender Durchschnitte anzufertigen, die in der Gegend jener Ebene des Embryonalleibes liegen, in der das Amnion eben im Abschliessen begriffen ist.

Diese Ebene liegt am dritten Tage der Entwicklung beim Huhne ungefähr in der Höhe des Mitteldarmes. Dem Kopfende und dem Schwanzende näher findet man die Amnionfalten am Rücken vereinigt. Zwischen beiden liegen die Uebergangsbilder, aus denen man über die Vereinigung Aufschluss erhält. An Hühnerembryonen des vierten Tages beobachtet man am Rücken des Embryos ein kleines Grübchen am Amnion, das von einem wulstigen Rande umgeben ist. Dieses Grübchen, welches nahe der Höhe der hinteren Extremitäten liegt, ist nichts anderes als die früher beschriebene Communicationsöffnung zwischen der Amnionhöhle und der Umgebung des Eies. Vor der Ausbildung des Grübchens erscheint die Oeffnung zwischen den Amnionfalten in die Länge gezogen und die Ränder derselben zeigen sich verdickt (Fig. 493). Die Verdickung besteht aus polyedrischen Zellen mit körnigem Protoplasma und deutlichen Kernen, deren Vermehrung durch lebhaftere Theilungsvorgänge vor sich geht. Die verdickten Stellen nähern sich, so dass ein Aneinanderschliessen der Falten eintritt und die Communicationsöffnung geschlossen wird. An der Vereinigungsstelle zeigt die innere Oberfläche im ektodermalen Gebiete des Amnions eine Furche, welche als Andeutung der Vereinigung aufzufassen ist und späterhin schwindet. Die Vereinigung erfolgt nur im Gebiete des Ektoderms, während sich die mesodermalen Lagen der Amnionfalten an die Verdickung anlegen und an der Vereinigungsstelle umbiegen. Die Ektodermverdickung nimmt nach der Vereinigung besonders in der Richtung des Querdurchmessers ab, wodurch die Falten des somatischen Blattes einander näher zu liegen kommen. Die Zellen der Verdickung, welche der Amnionflüssigkeit anliegen, zeigen ein feinkörniges Protoplasma und scheinen allmälig durch den Einfluss der sie umspülenden Flüssigkeit aus ihrer Verbindung zu treten; sie gelangen in das Amnionwasser und machen mit ihren Zerfallsproducten einen Theil der festen Elemente in dieser Flüssigkeit aus.

Dadurch wird die Verbindungsbrücke im Ektoderm immer schmäler, und es entstehen über dem Rücken des Embryos zwei Zellenlagen, zwischen denen sich die Falten des Mesoderms befinden, und die von einander um die Breite der Verbindungsbrücke abliegen. Allmälig kommt eine Verdickung der gegen einander sehenden Mesodermfalten zustande, welche eine Vereinigung dieser Falten anbahnen, so dass aus ihnen zwei weitere Zellenlagen hervorgehen und wir im Ganzen an der Rückenfläche des Embryos vier Zellenstrata, zwei ektodermale und zwei mesodermale Lagen, finden (Fig. 498). Die obere mesodermale Lage schliesst sich an die obere ektodermale Lage an und schnürt sich vom Amnion in späteren Stadien ab; die untere mesodermale Lage bildet das äussere Epithel des bleibenden Am-

Fig. 498.



Theil des Amnions vom Rücken eines fünftägigen Hühnerembryos. α^{I}, α^{II} Schichten des äusseren Keimblattes, α^{II} stellt das innere Epithel des Amnions dar; ββ Durchschnitte der Falten, welche der Fortsetzung der Somatopleura ins Amnion angehören und noch nicht vereinigt sind; *E* die Grenze des Embryonalleibes.

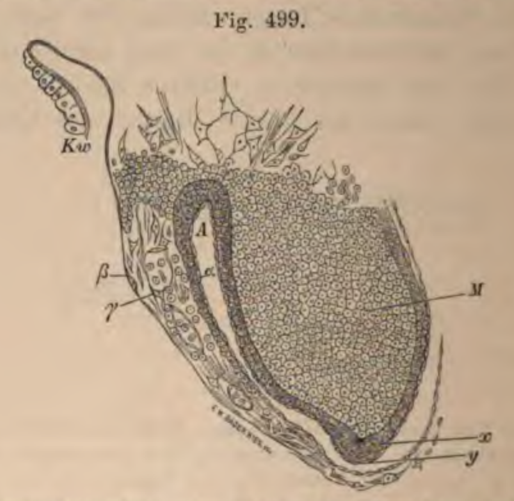
nions, während das innere Epithel des bleibenden Amnions von der unteren ektodermalen Zellenlage geliefert wird.

Zwischen den beiden letzteren Zellenlagen tritt in vorgerückteren Entwicklungsstadien noch eine weitere Lage auf, welche beim Hühnerembryo erst am Anfange des vierten Tages zu sehen ist; sie ist mesenchymaler Natur und stammt von dem Kerne der Ursegmente; sie breitet sich im ganzen Amnion aus und liefert alle Gewebsbestandtheile des Amnions mit Ausnahme der Epithelien, welche den beiden früher genannten Zellenlagen entspringen.

An Durchschnitten des Amnions in vorgerückteren Stadien beobachtet man demnach drei gesonderte Schichten, von denen die äussere und die innere Schichte epithelialer Natur sind und die mittlere Schichte neben den bindegewebigen Elementen noch contractile Gebilde enthält. Die mittlere Schichte nimmt bedeutend an

Ausdehnung zu, bis sie endlich die Hauptmasse des Amnions darstellt (Fig. 499). Blutgefässe und Nerven wurden im Amnion des Menschen nicht nachgewiesen, nur in der Nähe der Ausgangsstelle des Amnions von der Embryonalwand, also in der Nähe des Nabels, dringen einige Blutgefässe von der Leibeswand auf eine kleine Strecke in das Amnion hinein, wie bei Kaninchenembryonen und nach *Bonnet* bei Schafembryonen zu sehen ist. Die ektodermalen Elemente, welche das Amnion auskleiden, zeigen in späteren Ent-

Fig. 499.



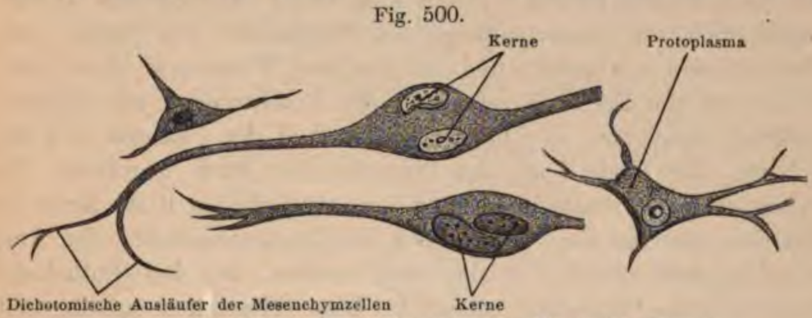
Längsschnitt einer Extremität eines älteren Hühnerembryos, mit dem Amnionüberzuge. *Kw* Keimhügel; α inneres Epithel des Amnions; β äusseres Epithel des Amnions; γ Gebilde des mittleren Keimblattes im Amnion; *M* Elemente des mittleren Keimblattes, welche die Hauptmasse der Extremität ausmachen; *x* innere Lage; *y* äussere Lage des äusseren Keimblattes, welches an der Spitze der Extremität (*A*) besonders verdickt erscheint.

wicklungsstadien auffallende Veränderungen; ihr Protoplasma erscheint vielfach durchbrochen, so dass die Epithelzellen durch intercellulare Brücken mit einander vereinigt zu sein scheinen, indem der Randtheil des Zellplasmas mehr vacuolisiert ist als der dem Kern näherliegende Theil des Protoplasmas; die Zellgrenzen sind undeutlich und die Kerne verlieren ihre Färbbarkeit. Die Innenfläche des Amnions ist beim Pferde von einem blassen Epithel bedeckt und zeigt fast constant zahlreiche mohnkerngrosse Knötchen von gelblicher Farbe, die als Epithelwucherungen aufzufassen sind (*Bonnet*). Auch bei den Wiederkäuern trägt die Innenfläche des

Amnions zahlreiche weissliche Plaques, welche an der Nabelstrangscheide die sogenannten Nabelstrangzotten bilden.

Das äussere Epithel des Amnions wird aus polygonalen Zellen zusammengesetzt und lässt bei der Behandlung mit Silberlösungen deutliche, dunkel gefärbte Zellgrenzen erkennen; an Flächenbildern zeigen sich Stomata, ähnlich denjenigen, welche man am Peritoneum findet. Späterhin atrophieren auch diese Zellen an einzelnen Stellen. Die Mesenchymschichte des Amnions lässt nach *Meola* und nach *Viti* mehrere Schichten erkennen, von denen besonders die unter dem Ektoderm befindliche zellarme Schichte hervorzuheben ist; im übrigen Gebiete sieht man Bindegewebszellen mit mehreren Ausläufern, welche an ihren Endstücken noch weitere dichotomische Verzweigungen erkennen lassen (Fig. 500); die einzelnen Bindegewebs-

Fig. 500.



Mesenchymzellen aus dem Amnion eines Kaninchenembryos.

zellen liegen in Lücken, welche durch ein feines Netzwerk (*Winogradow*) mit einander in Communication stehen; diese Communicationscanäle sind Lymphräume des Amnions. In dieser Schichte liegen auch Muskelfasern, welche nach *Fuelleborn* in zierlichen Sternen angeordnet sind.

Nach dem Abschlusse des Amnions bei Hühnerembryonen beobachtet man am freigelegten Embryo Bewegungen des Amnions. *v. Baer* war der Erste, welcher am siebenten Tage der Bebrütung rhythmische Amnioncontractionen sah, die er durch Reizung mittelst einer Nadel verstärken oder nach dem Aufhören wieder hervorrufen konnte. *Remak, Vulpian, Dareste* u. A. bestätigen diese Angaben; *Preyer* sah diese Bewegungen auch innerhalb des unverletzten Eies bei ooskopischer Untersuchung nach Ablauf des vierten und vor Beginn des sechsten Tages. Der Rhythmus, die Grösse der Excur-

sionen, ihre Dauer und Frequenz stimmt mit den Contractionen ausserhalb des Eies überein.

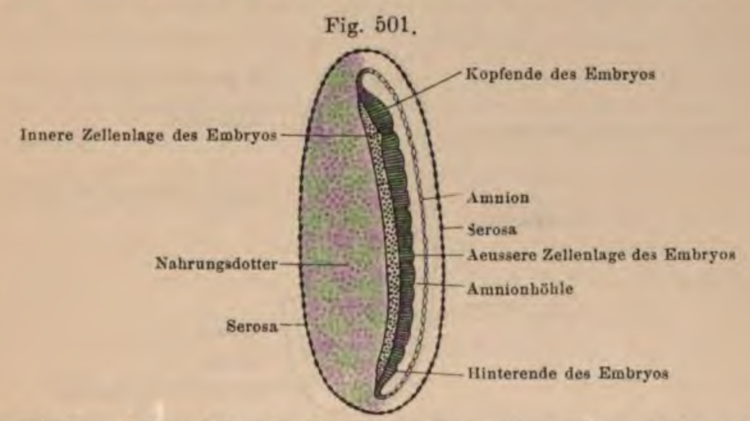
Die Amnionflüssigkeit wurde früher als eine Ausscheidung aus dem Fötus angesehen; in den letzten Jahren nimmt man auf Grund einer Reihe von Experimenten an, dass die Amnionflüssigkeit aus dem Mutterboden durch das Amnion auf osmotischem Wege in die Amnionhöhle transsudiert. Der sehr interessante Versuch von *Zuntz* spricht für die Richtigkeit dieser Annahme; *Zuntz* injicierte in die Jugularvene eines hochträchtigen Kaninchens eine wässerige Lösung von indigoschwefelsaurem Natron und fand nach der Eröffnung des Uterus eine blaugefärbte Amnionflüssigkeit, während die fötalen Organe und der fötale Harn ungefärbt blieben. *Wiener* hat in Modificierung dieses Versuches durch eine vor der Injection des indigoschwefelsauren Natrons ausgeführte, doppelseitige Nierenexstirpation die Ausscheidung des Farbstoffes von Seiten des Mutterthieres verhindert und in ähnlicher Weise wie *Zuntz* den Fötus frei von Farbstoff gefunden; das Fruchtwasser war intensiv gefärbt, ebenso wie der mütterliche Antheil der Placenta und die Eihäute, der fötale Theil der Placenta aber blieb ungefärbt. Es gehen demnach Bestandtheile aus dem mütterlichen Blute direct in das Fruchtwasser über, wofür auch die Zusammensetzung der Amnionflüssigkeit spricht, welcher einer serösen, aus den Blutbahnen transsudierten Flüssigkeit entspricht. Diese Flüssigkeit enthält wohl kleine Mengen von Harnstoff, deren Herkunft vom embryonalen Stoffwechsel abzuleiten ist. Diese Versuche gelingen in der zweiten Hälfte der Trächtigkeit besser und sicherer als in der ersten Hälfte. *Krukenberg* und *Haidlen* haben bei Frauen einige Stunden vor der Geburt Jodkalium verabreicht und konnten dieses Salz im Amnionwasser nachweisen. Nach *Jungbluth* stammt das Fruchtwasser nicht aus dem mütterlichen Blute, sondern er fasst es als Transsudat aus dem Blute der fötalen Placenta auf, indem an der dem Amnion dicht anliegenden Partie der fötalen Placenta sehr kleine Arterien (Vasa propria) liegen, welche seröse Flüssigkeit in die Amnionhöhle durchtreten lassen können.

Das Amnion wirbelloser Thiere.

Eine Art Amnion findet sich schon bei niederen Thierclassen, so bei einigen Nemertinen, wie Lineus lacteus etc. (*Korschelt*). Die

Larve dieser Thiere, welche von *Johannes Müller* nach ihrem hutförmigen Aussehen den Namen Pilidiumlarve erhalten hat, zeigt grubenförmige Einsenkungen, welche sich allmälig vertiefen, vom Ektoderm abschnüren, sich ausdehnen und den Darm der Larve umwachsen. An der Stelle, an der sie aufeinander treffen, verschmelzen sie; ihr dickeres, nach innen gerichtetes Blatt liefert die oberflächliche Schichte des Körpers, während das dünne äussere Blatt eine Hülle um den Körper bildet, welche sich von dem Körper vollständig loslöst und ihn als zarte, Amnion genannte Membran umgibt (*Salensky*). Wenn die Nemertine, die sich im Innern der

Fig. 501.



Schematischer Medianschnitt durch einen Insectenembryo mit vereinigten Embryonalhüllen, nach *K. Heider*.

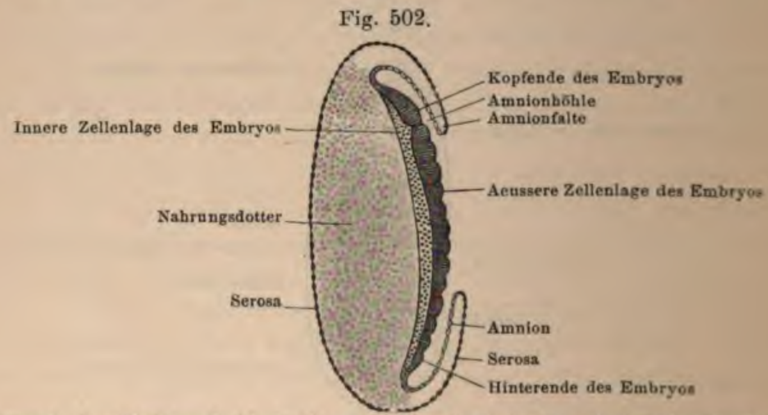
Larve bildet, in ihrer Entwicklung weit vorgeschritten ist, so durchbricht sie das Amnion.

Ein weiteres, mit dem Amnion der Wirbelthiere in Vergleich zu bringendes Gebilde findet sich bei den Insecten und einigen anderen Arthropoden, wie bei den Scorpionen.

Bei den Scorpionen entsteht nach *Korschelt* zur Zeit, da der Keim noch eine rundliche Scheibe auf der Dottermasse vorstellt, an der Peripherie eine rings herumlaufende Rinne, welche die Keimscheibe in einen centralen und einen peripheren Abschnitt theilt; am Rande der Rinne bildet sich eine Falte des Ektoderms, welche gegen die Keimscheibe hin wächst, so dass endlich die Keimscheibe von einer Membran bedeckt ist, deren äusseres, dicht unter der Eihaut gelegenes Blatt die Serosa und deren inneres

Blatt das Amnion darstellt; die Serosa ist aus grossen, das Amnion aus kleinen Zellen zusammengesetzt; zwischen den beiden Blättern finden sich nach *Kowalewsky* und *Schulgin* mesodermale Zellen. Bei der Vergrösserung der Embryonalanlage rückt auch die Ursprungslinie der Embryonalhüllen nach aussen; nach *Metschnikoff* lösen sich diese Hüllen vom Embryo ganz ab und bilden eine zweischichtige Hülle um ihn; nach *Ganin* und *Metschnikoff* liegt zwischen dieser Hülle und dem Embryo noch ein feines cuticulares Häutchen. Die Embryonalhüllen umgeben den Embryo noch bei Abschluss des Embryonallebens und werden erst im Freien durchbrochen.

Fig. 502.



Schematischer Medianschnitt durch einen Insectenembryo mit den Amnionfalten, nach *K. Heider*.

In ähnlicher Weise bildet sich nach *Heider* der Amnionsack bei den Insecten; auch hier ist die Embryonalhülle aus zwei Lagen bestehend: aus einer Serosa, welche in den zur Keimstreifenbildung nicht verwendeten Theil des Blastoderms übergeht und somit einen vollständig geschlossenen, aus Plattenepithelzellen zusammengesetzten, den Keimstreifen und den Nahrungsdotter umhüllenden Sack darstellt, und aus dem Amnion, das an den Rändern des Keimstreifens in das Ektoderm übergeht und so einen Sack bildet (Amnionsack), dessen Lumen die Amnionhöhle darstellt (Fig. 501). Die beiden Blätter der Embryonalhülle liegen nun entweder aneinander, oder die Amnionhöhle ist mit Nahrungsdotterkugeln erfüllt, so dass die beiden Blätter von einander getrennt sind; im ersteren Falle liegt der Keimstreifen ziemlich oberflächlich, im letzteren Falle liegt er ziemlich tief unter

der Oberfläche des Eies; wir sprechen deshalb von Eiern mit oberflächlichem (superficiellem) Keimstreifen und von Eiern mit versenktem (immersem) Keimstreifen.

Während bei den meisten Insecten die Bildung der Embryonalhüllen durch Faltenbildung (Fig. 502) an den Rändern des Keimstreifens erfolgt, zeigen einige Insecten, wie die Libelluliden, Rhynchoten und Pediculiden, eine ganz eigenthümliche Entstehungsart, welche von *Brandt* beschrieben wurde; der Keimstreifen entsteht hier nämlich durch eine in das Innere des Eies vorwachsende Einstülpung (invaginierter Keimstreifen). Die erste Anlage des Keimstreifens entsteht nach *Brandt* aus einer kleinen, ventral und hinten gelegenen Blastodermverdickung (Bauchplatte), die sich an ihrem hinteren Abschnitte einfaltet und nach dem vorderen Eipole hin wächst. Das Lumen des so entstehenden Hohlraumes ist die Anlage der Amnionhöhle; die der Ventralseite zu liegende Wandung der Höhle verdickt sich und stellt den Keimstreifen dar, während die der Dorsalseite zugekehrte Wand zu einer dünnen Schichte wird und das Amnion bildet; durch eine Faltung des Blastoderms wird dann auch die Stelle der Einstülpung überwachsen und die Amnionhöhle abgeschlossen. Im weiteren Fortschreiten der Entwicklung tritt der Embryo aus der Amnionhöhle heraus, die Amnionhöhle verschwindet, und schliesslich stellen das Amnion und die Serosa einen dem Rücken des Embryos aufliegenden, mit Nahrungsdotter erfüllten Sack dar. Dieser Dottersack communiciert mit dem Darm des Embryos und stülpt sich gleichsam in Folge einer Saugwirkung nach innen ein; so bildet sich ein dickwandiges Säckchen (Rückenorgan, Dorsalorgan), dessen Wandungen allmälig zerfallen und ebenso wie der in ihm enthaltene Nahrungsdotter in das Innere des Darmcanales aufgenommen werden. Bei einigen Formen zieht sich nach *Graber* blos die Serosa zurück und das Amnion bleibt zunächst unverändert; das Amnion wird durch Amputation vom Embryo abgeschlossen und umhüllt denselben als allseitig geschlossener Sack bis zum Ausschlüpfen. Bei einigen Coleopteren zieht sich umgekehrt nur das Amnion zurück, und die Serosa bleibt als Sack erhalten; das Amnion geht einen Rückbildungsprocess ein, und seine Zellen häufen sich dorsalwärts an; diese Anhäufung wurde von *Wheeler* bei Doryphora als amniotisches Dorsalorgan bezeichnet.

Chorion.

Die zweite Hülle, die aus der Keimanlage des Embryos gebildet wird, und die nach aussen vom Amnion liegt, ist das Chorion.

Unter diesem Namen verstand man zu verschiedenen Zeiten verschiedene das Ei umgebende Gebilde. *Bischoff* sah an der Oberfläche der Säugethiereier kleine Zöttchen, von denen er behauptete, dass sie in den Drüsen der Uterinschleimhaut stecken und so den ersten Contact zwischen dem Mutterboden und dem Embryo zu Stande brächten; diese Zöttchen sammt den Resten der Zona pellucida sollten das Chorion darstellen. Dann fand man, dass bei dem Chorion die Zöttchen aus Epithelien bestehen, die dem Ei anhängen; diese rühren von den Zellen her, die das Eichen im *Graaf*'schen Follikel umgeben, oder sie sind Epithelien der Uterindrüsen, die dem Eichen anhaften.

Später sah man das Chorion in jenem Stücke der Amnionschlingen, welche sich an dem Rückentheile des Embryos von dem sich abschliessenden Amnion abschnürten und um das Ei herum gelagert sind.

Endlich bezeichnete man als Chorion jenen Theil der Eihüllen, welcher die Ernährung und Respiration des Embryos vom Mutterboden aus vermittelt, indem er den innigen Contact zwischen dem Embryo und der Uterinschleimhaut bewirkt. Dieses Chorion, welches die bleibende äussere Umhüllung des Embryos bildet, wird auch nach seiner Entwicklungsweise als amniogenes Chorion (*Bonnet*) bezeichnet, da seine Entwicklung mit der des Amnions zusammenhängt; wegen der Aehnlichkeit mit einer serösen Membran wird es auch als seröse Hülle bezeichnet. Der Zwischenraum zwischen Chorion und Amnion wird von einer eiweisshältigen Flüssigkeit ausgefüllt.

Wenn sich das Amnion über dem Rücken des Embryos vereinigt hat, so wird ein Theil desselben abgeschnürt, setzt sich als eine Hülle über das Amnion fort und ragt bis an die untere Bauchwand längs der Wandung der Dotterblase. Dieser sich abschnürende Theil besteht aus zwei Lamellen von Zellen, welche Fortsetzungen des splanchnischen Blattes und des Ektoderms sind, derart gelagert, dass das Ektoderm nach aussen, das Mesoderm nach innen liegt, wonach die Anordnung entgegengesetzt der des Amnions ist. Bei denjenigen Thieren, wo der Dottersack grösser ist, wird er auch gefässreicher und dient als Ernährungs- und Athmungsorgan für den Embryo, indem hier eine

Aufnahme von Sauerstoff durch die Eischale stattfinden kann; es bezieht sich dies auch auf gewisse niedrigere eierlegende Säuger (Schnabelthier, Ameisenigel), bei denen der Dottersack der Eischale knapp anliegt und bei der Durchgängigkeit der letzteren für die Luft auch die Athmung leicht möglich ist. Wird aber der Dottersack (Nabelblase) kleiner und gefässärmer, was besonders bei der intrauterinen Entwicklung stattfindet, so eignet es sich nicht mehr für die Vermittlung der Athmung, und es tritt das Chorion als das Ernährungs- und Respirationsorgan an seine Stelle; die Dotterblase kommt zwischen Amnion und Chorion zu liegen, macht eine regressive Metamorphose durch, ihr Stiel schwindet, und es bleibt von ihr nur ein kleiner Rest mit Andeutungen verkümmerter Gefässe erhalten, indem man ein Cylinderepithel findet, das noch bei der Geburt zwischen den Eihäuten liegt (*F. S. B. Schultze*).

Bei den Thieren, deren Chorion eine weitere Ausbildung erfährt, wird das Coelom viel grösser und kommt dadurch ausserhalb des Embryonalleibes zu liegen. Bei der Eröffnung des Chorions gelangt man in einen anfangs mit Flüssigkeit erfüllten und später durch das Aneinanderliegen von Chorion und Amnion auf ein Minimum reducierten Raum, und von hier aus in die Pleuroperitonealhöhle innerhalb des Embryos. Die sehr starke Vergrösserung des Coeloms lässt sich auch bei jenen Thieren beobachten, welche kein Amnion und Chorion besitzen, sondern nur eine gefässreiche Dotterblase haben, in welcher längs des Dotterstranges sich sämmtliche Gewebsschichten des Embryos mit dem Coelom fortsetzen, eine Beobachtung, die an den Elasmobranchiern leicht gemacht werden kann.

Wenn das Chorion vom Amnion sich abgetrennt hat, bleibt es doch eine Zeit lang am Rücken des Embryos mit dem Amnion in der Sero-amniotic-Connection vereinigt, welche nach *Hirota* sich durch das ganze Embryonalleben beim Hühnchen erhält.

In dieser vom Amnion abgeschnürten Membran haben wir noch nicht jenes Chorion zu sehen, welches die Aufgabe eines Ernährungsorganes erfüllt; dieses entsteht erst dadurch, dass ein aus dem Darmcanale ausgestülpter Sack (Harnsack, Allantois) an das amniogene Chorion herantritt und es mit Gefässen versorgt; auf diese Weise wird das Gefässchorion (Allantoischorion) gebildet. Jene Säugethiere, welche ein derartiges Gefässchorion besitzen, werden

nach *Kölliker* Mammalia choriata genannt, zum Unterschiede von den Mammalia achoria.

Bei den Reptilien und Vögeln bildet das Chorion eine dünne, durchsichtige Membran, welche aus ektodermalen und mesodermalen Elementen besteht; sie umwächst allmälig den Dotter als gefässhaltige Membran. Ein ähnliches Chorion findet sich auch bei jenen niederen Säugethieren, die eine grössere Dottermasse besitzen und gleichsam den Uebergang von den Vögeln zu den Säugethieren bilden. Man beobachtet dies nicht nur bei den eierlegenden Säugethieren, sondern auch bei den Beutelthieren, deren Entwicklung innerhalb des Mutterleibes vor sich geht; das Chorion liegt der Uteruswand an und erscheint durch seine Gefässe als Ernährungsorgan, welches von Seiten der Uteruswand auf osmotischem Wege das Ernährungsmaterial für den Embryo erhält. Bei den höheren Säugern entstehen an der Oberfläche des Chorions kleine Zöttchen (Chorionzotten), welche ein eigenartiges Aussehen des Chorions bedingen (Chorion frondosum). Diese Zotten verschwinden stellenweise, und es entsteht dadurch das Chorion laeve.

Anfangs sind die Zotten des Chorions nur vom Epithel gebildet, später treten auch Bindegewebsfasern an die Zotten heran: das Bindegewebe ist mesenchymaler Natur und trägt die aus der Allantois stammenden Gefässe. Die Zotten sind kurze, unregelmässige Gebilde, zuweilen cylindrisch, zuweilen kolbenförmig aufgetrieben und dichotomisch zertheilt; die Aeste der Zotten sind zuweilen dicker als der Stamm.

Die Entwicklung des Chorions hängt mit jener der Allantois zusammen, an welcher wir, wie uns bereits aus dem Früheren bekannt ist, in späteren Stadien zwei Abschnitte unterscheiden. Der erste liegt innerhalb, der zweite ausserhalb der Leibeshöhle des Embryos. Aus dem ersteren Abschnitte der Allantois geht die Harnblase und der Urachus hervor, aus dem zweiten bilden sich der Stiel der Allantois und das Substrat für das bleibende Chorion. Die Allantois führt grössere Gefässe, die aus der Bauchaorta stammen. An ihrer Bildung sahen wir das mittlere und innere Keimblatt participieren. Ihre mittlere stärkste Lage sehen wir als eine vorgeschobene Formation der Mesenchymmasse an. Mit dem Wachsen der Allantois ausserhalb der Leibeshöhle bildet dieselbe einen grösseren Sack, in welchem eine mehr oder weniger klare Flüssigkeit enthalten ist, in

der man verschiedene Formelemente oder Trümmer derselben suspendiert findet. Die Allantoisflüssigkeit enthält die Secretionsbestandtheile der embryonalen Nieren. Der Hauptbestandtheil derselben ist ein stickstoffhaltiger Körper, das Allantoin, welches als Zersetzungsproduct der Harnsäure angesehen wird. Allmälig kommen die Wände des Allantoissackes einander näher zu liegen und bilden auf diese Weise eine ausgebreitete Membran, die zur Zeit, wo die Leibeshöhle vollkommen abgeschlossen ist, den Embryo sammt seinem Amnionüberzuge umwächst und so bei dem Menschen- und Säugethierembryo eine gefässreiche Hülle darstellt, in der die Gefässe mehr an der Oberfläche gelagert sind als in den tieferen Lagen der Hülle. Diese Hülle ist das Chorion.

Jene Stellen, wo durch das Zugrundegehen der Zotten das Chorion frondosum in das Chorion laeve übergeht, zeigen einen Wachsthumsstillstand der Zotten; die Zotten werden dünner, bis sie im vierten Monate feine, spitz auslaufende Fäden darstellen; endlich verschwinden sie gänzlich, das Chorion wird glatt, nur am Placentarrand bleiben noch bei der Geburt einige Zöttchen erhalten. Nach *Winkler* finden sich in den Zotten Saftcanälchen, ähnlich wie im Amnion, die bis an die Aussenwand der Blutgefässe reichen.

In der zweiten Hälfte des ersten Schwangerschaftsmonates beim Menschen sind bereits im Chorion Gefässe vorhanden; das Ektoderm besitzt zwei Schichten, deren obere nach *Ercolani* und *Turner* dem Uterus zugehört. *Katschenko* leitet aber beide Schichten vom fötalen Ektoderm ab. Nach einigen Autoren, wie *Winkler, Waldeyer, Keibel* u. A. findet sich am Chorion auch ein Endothel.

Die Ektodermschichte des Chorion frondosum besteht nach *Katschenko* anfangs aus einem dichten Protoplasmanetze ohne deutliche Zellgrenzen; nach *Minot* hat das Ektoderm die Neigung, an seiner Oberfläche eine Metamorphose einzugehen und sich in das sogenannte canalisierte Fibrin umzugestalten. Im siebenten Monate der Gravidität beim Menschen ist das canalisierte Fibrin bis auf die der Placenta benachbarten Stellen geschwunden.

Die aus dem Mesoderm stammende Grundsubstanz besitzt zahlreiche Lücken, in welchen Zellen mit deutlichen Kernen liegen die Grundsubstanz wird später fibrillär und nimmt leicht Farbstoffe auf; diese Fibrillenschichte wird meist als Bindegewebs-

schichte des Chorions bezeichnet. Die Gefässe liegen mehr in der Nähe des Ektoderms und bilden die Gefässschichte (*Langhans*). Die zottenfreien Stellen des Chorion laeve machen diesen Entwicklungsgang nur bis zu einem gewissen Grade mit. Nach *Winkler* fällt das Bindegewebe der Verfettung anheim, bis auf jenen Theil, der sich in die Placenta foetalis fortsetzt.

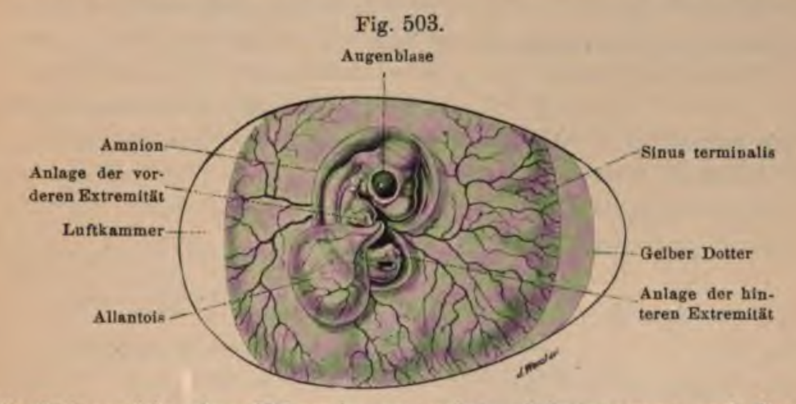
Mit dem hier beschriebenen Chorion steht dasjenige Gebilde, welches man mit *Hensen* als Prochorion bezeichnet, nicht in Zusammenhang, da dieser Autor unter diesem Begriffe die Zona pellucida des Kanincheneies mit der sie umgebenden Eiweisshülle zusammenfasste; dieses Prochorion wird später zerstört.

Dottersack und Allantois.

Der Dottersack und die Allantois sind Ausstülpungen aus der Wandung des Darmcanales, deren innere Auskleidung von entodermalen Elementen gebildet wird; nach aussen von ihnen liegen bei den Allantoideen die Gebilde des splanchnischen Mesoblastes, und zwischen beide setzen sich die Mesenchymgebilde sammt den Gefässen längs der ganzen Ausbreitung dieser Hohlgebilde fort. Die Allantois findet sich nicht bei allen Vertebraten; man unterscheidet demnach die Allantoideen von den Anallantoideen. Der Dottersack ist bei jenen Thieren, deren Eier total gefurcht werden, an der ventralen Seite gelegen und mit grösseren Furchungszellen gefüllt. Bei den meroblastischen Eiern dagegen, wie bei den Fischen, Reptilien und Vögeln, nimmt der Dotter an Masse zu und ist nicht am Furchungsprocesse betheiligt; der Embryo trägt an der Bauchseite den Vorrath an Nahrungsmaterial und enthält demnach theils geformte Elemente, theils flüssige Massen. Auf dem Dottersacke liegen Gefässe, welche sich beim Hühnchen in radiärer Richtung allmälig ausdehnen und in der Wand des Dottersackes gelegen sind; es ist dies der schon oben beschriebene Gefässhof, der sich immer weiter ausbreitet (Fig. 503), bis er am zehnten Tage der Bebrütung ungefähr drei Viertel der Dotterblase überzieht und, ohne mehr den Randsinus der jüngeren Stadien zu zeigen, doch eine deutliche Abgrenzung zwischen dem gefässlosen und dem gefässhaltigen Abschnitte erkennen lässt. Während der Entwicklung wird der Inhalt des Dottersackes flüssig und theilweise durch Re-

sorption und Assimilation in den Embryonalleib aufgenommen; dadurch werden seine Wandungen entspannt, er wird kleiner, und kurz vor dem Ende der Bebrütung liegt in der Gegend des Hautnabels ein grösserer Theil innerhalb der Bauchhöhle, ein kleinerer Theil nach aussen, so dass der Dottersack die Form einer Sanduhr annimmt, um endlich nach Verschluss der Bauchwand, nach dem Ausschlüpfen des Hühnchens aus dem Ei, von der Oberfläche zu verschwinden. Der letzte Rest des Dottersackes macht eine rückgängige Metamorphose durch, welche bei Lacerta agilis von *Bersch* studiert wurde. Bei den Eidechsen wird der Dottersack, nachdem er sich verkleinert hat, in die Bauchhöhle aufgenommen und erscheint

Fig. 503.



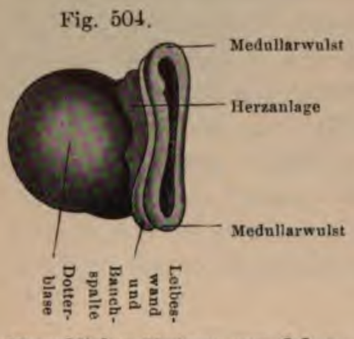
Oberflächenansicht eines Hühnereies am sechsten Bebrütungstage, nach *Duval.*

hier an seinem distalen Ende mit der Harnblase, an seinem proximalen Ende mit dem Mesenterium durch einen Stiel verbunden. *Strahl* fand Dotterreste beim erwachsenen Thiere als schwarz pigmentierten Anhang des Mesenteriums.

Unter den Säugethieren findet man nur bei den niedrigsten Formen den Nahrungsdotter, bei den höheren Säugethieren ist von dem grossen Dottersacke der eierlegenden Säuger nur noch eine verhältnismäsig kleine blasenförmige Ausstülpung des Darmes vorhanden, welche als Nabelblase bezeichnet wird.

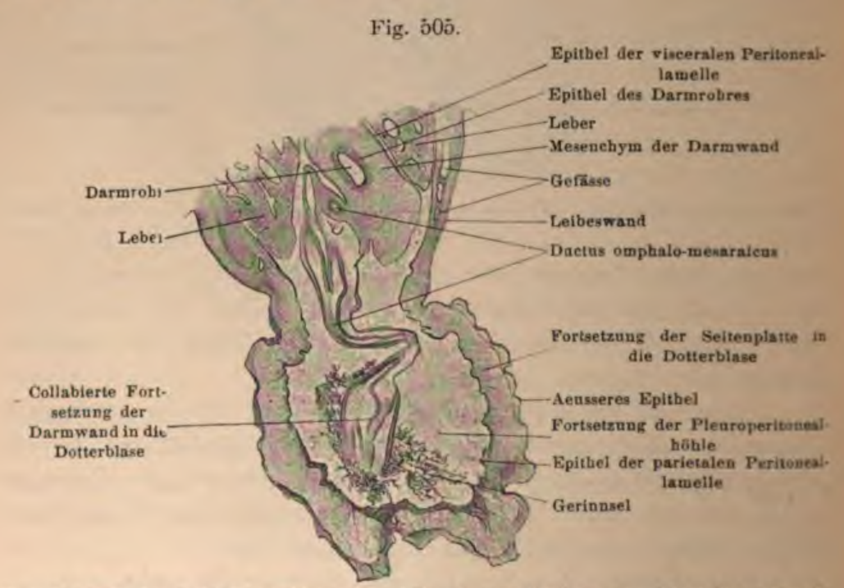
Beim Embryo des Menschen von ungefähr der sechsten Woche findet man die Nabelblase als ein kleines bedeutungsloses Erbstück der älteren Stammformen, es hängt als rundliches oder ovales Gebilde an einem kleinen Stiele. Bei menschlichen Embryonen von

ungefähr 15—18 Tagen aber haben *Coste* und *His* eine verhältnismässig grosse, mit Gefässen versehene Dotterblase abgebildet (Fig. 504).


Fig. 504.

Menschlicher Embryo von 2·5 *cm* Länge, nach *Thomson*.

Die Communication der Dotterblase mit dem Darm (Fig. 505) wird durch den Ductus omphalomesaraicus (Ductus omphaloentericus) gebildet. Dem Dottersacke des Menschen und der übrigen Säuger entfällt bald seine Function: der Stiel wird dünner und verliert seine Höhlung, während das Bläschen längere Zeit besteht, ohne einen Zusammenhang mit dem Darme zu besitzen; der Rest ist zwischen den Eihäuten in der Nähe der Ansatzstelle des Nabelstranges an der Placenta foetalis aufzufinden.

Fig. 505.


Durchschnitt durch die Dotterblase eines 1·8 *cm* langen Embryos von Mustelus vulgaris.

Ueber den Dotterstrang und die Dotterblase der Fische ist bereits oben (vgl. S. 114) gesprochen worden. Bei den Elasmo-

branchiern erhält sich der Dottersack während des ganzen Embryonallebens. Bei Mustelus laevis und bei Carcharias, deren Embryonen eine intrauterine Entwicklung durchmachen, entstehen auf der gefässführenden Oberfläche des Dottersackes Falten, welche in entsprechende Vertiefungen der blutreichen Wandungen des Uterus hineinragen; dadurch wird eine Verbindung zwischen Dottersack und Uterus, also eine Art Placenta (Dottersackplacenta) hergestellt.

Eine Dottersackplacenta findet sich neben einer Allantoisplacenta nach *Giacomini* auch bei einer dalmatinischen Sandechse, bei Seps chalcidica.

Beim Hühnchen erfolgt auch eine Faltenbildung des Dottersackes; die Falten stellen gefässhaltige Fortsätze dar, welche in die Dottermasse hineinwachsen, so dass sich die Oberfläche vergrössert und die Resorption der Dottermasse befördert (*Duval*). Die Vergrösserung der Oberfläche nimmt im Laufe der Entwicklung zu, theilweise durch Vergrösserung, theilweise durch Vermehrung der Zotten. Das Epithel des Dottersackes ist anfangs geschichtet, wird später einschichtig und besteht aus hohen Cylinderzellen mit deutlichem Kerne.

H. Virchow erklärt den Dottersack des Hühnchens erst am Ende der Brutzeit für ausgebildet; die Aussenwand ist glatt mit einzelnen tiefen Einbuchtungen, die Innenwand ist mit durchbrochenen, ein feinstes Gitterwerk darstellenden Blättchen besetzt, in denen die Gefässe verlaufen. Der Dottersack des Hühnchens ist in mancher Beziehung dem der Eidechse ähnlich.

Die bewegenden Kräfte für die Rückführung des zähen Dottersackinhaltes in die Bauchhöhle des Hühnchens liegen in der Contractilität des inneren Blattes des Amnions, welches *Hans Virchow* als musculöse Nabelhaut bezeichnet, weil es nach Aufnahme des Dottersackes in den Bauchraum zu einem Bestandtheile des Nabels wird. Bei den Selachiern wird durch den Dottergang, der nach den Untersuchungen von *Leydig* ein flimmerndes Epithel besitzt, Dotter aus dem Dottersacke in den Darm befördert, um dort durch das Epithel aufgenommen zu werden.

Die Nabelblase des Pferdeembryos ist sehr gefässreich und wird nach *Bonnet* am 28. Tage nur mehr von einer einzigen Arterie und Vene versorgt; sie ist in grosser Ausdehnung mit dem Entoderm

der Keimblase verbunden; da durch diese Verbindung eine Art Placenta hergestellt wird, so bezeichnet man sie als Nabelblasenplacenta oder Dottersackplacenta. Unter Rückbildung der Gefässe schrumpft sie bald narbig ein und bildet ein stark verdicktes, gerunzeltes Feld am vegetativen Pole, das von einem ringförmigen Wulste und dem Randsinus umgeben wird. *Bonnet* bezeichnet diese durch Rückbildung der Dottersackplacenta entstandene physiologische Narbe als Nabelblasenfeld, welches nach innen vom Entoderm des Dottersackes und nach aussen vom polsterartig verdickten Ektoderm überdeckt ist. An fünfmonatlichen Embryonen ist vom Nabelblasenfelde nur mehr eine kleine, von einer rundlichen oder strahligen Schwiele umgebene Einziehung zu sehen.

In der Nabelblase des Pferdeembryos fand *Bonnet* nach Obliteration des Nabelblasenstieles eine eiweissreiche Flüssigkeit und feine nadelförmige Krystalle. Beim vier- bis fünfmonatlichen Pferdefötus stellt das Nabelbläschen einen birnförmigen, röthlichen, runzligen Körper, bei den Wiederkäuern einen zweihörnigen und beim Schwein einen zweizipfligen Sack dar. Bei den Wiederkäuern und beim Schwein verschwindet das Nabelbläschen vollständig, beim Pferde schrumpft es zusammen, beim Hunde erhält es sich bis zur Geburt.

* * *

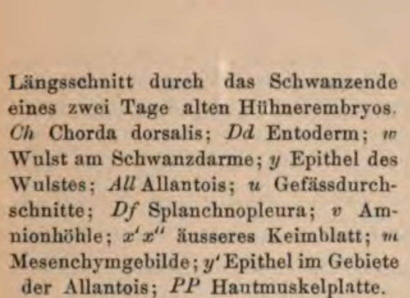
Die zweite Ausstülpung aus dem Darmtracte, welche bei der Bildung der Eihäute berücksichtigt werden muss, ist die Allantois. Sie stellt ein blasenförmiges Gebilde am Schwanztheile des Embryos dar, welches zwischen dem Amnion und der Nabelblase zu stehen kommt und sich bei den Choriaten an die Innenfläche des Chorions anlegt; entweder verwächst sie mit ihm an einem beschränkten Theile, oder sie liegt in grösserer Ausdehnung dem Chorion frei an; sie führt dem Chorion die Gefässe zu und gestaltet es dadurch zu einem Respirations- und Resorptionsapparate um, die neben der verkümmerten Nabelblase in Function tritt (Gefässchorion, Allantoischorion).

v. Dobrynin hat unter meiner Leitung über die erste Anlage der Allantois Untersuchungen angestellt, nach welchen die Allantois in ihrer Anlage ein hohles unpaares Gebilde ist. Am Längsschnitte durch den Schwanzdarm, ungefähr am Ende des zweiten Bebrütungstages beim Huhne, sieht man den flach ausgebreiteten

Darm am Schwanzende durch einen Wulst (Fig. 506) begrenzt, der seiner ganzen Länge nach von Entodermelementen bedeckt ist und seiner Hauptmasse nach aus Mesenchymzellen besteht. Durch die Prominenz desselben wird am Schwanzende eine Falte gebildet, die von Entoderm bedeckt ist und welcher jene Gebilde des Mesoderms anliegen, die auch an der Bildung der Darmwand Antheil nehmen. Diese Falte kommt bald nach ihrer Anlage so zu liegen,

Fig. 506.





Längsschnitt durch das Schwanzende eines zwei Tage alten Hühnerembryos. *Ch* Chorda dorsalis; *Dd* Entoderm; *w* Wulst am Schwanzdarme; *y* Epithel des Wulstes; *All* Allantois; *u* Gefässdurchschnitte; *Df* Splanchnopleura; *v* Amnionhöhle; *x'x''* äusseres Keimblatt; *m* Mesenchymgebilde; *y'* Epithel im Gebiete der Allantois; *PP* Hautmuskelplatte.

Fig. 507.



Längsschnitt durch den Schwanzdarm eines Hühnerembryos vom dritten Tage. *Ch* Chorda dorsalis; *x'* Ektoderm; *m* Mesenchym; *Dd* Entoderm; *Hp* Somatopleura; *Df* Splanchnopleura; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *v* Amnionhöhle; *All* Allantois; *s* Epithel des Schwanzdarmes; *w* Wulst des Schwanzdarmes; *a* Anus; *u* Blutgefässe.

dass die durch sie entstandene Höhle, welche der Dotterhöhle zugewendet ist, parallel mit dem Enddarme (Schwanzdarme) zu stehen kommt (Fig. 507), so dass der Schwanzdarm aus zwei miteinander parallelen Röhrenschenkeln besteht (*His*). Der obere dieser Schenkel ist der Schwanzdarm, der untere ist die unpaare Allantois. Dass dieselbe unpaar ist, kann man bei Untersuchung einer Reihe aufeinanderfolgender Längsschnitte durch den Schwanzdarm feststellen.

Der Wulst bildet an Längsschnitten die Scheidewand zwischen beiden Röhrenschenkeln. Bald darauf kommt der vordere Röhrenschenkel mehr nach unten vom Schwanzdarme (Fig. 508) zu liegen, so dass er jetzt gleichsam eine Ausstülpung der unteren Wand des Schwanzdarmes darstellt, was auch bisher Veranlassung zu der noch so ziemlich allgemein verbreiteten Ansicht gab, dass die Allantois eine Ausstülpung aus dem Schwanzdarme wäre.

Am Schwanzende erweitert sich die Pleuroperitonealhöhle des Embryos, indem sich das Ektoderm und das somatische Mesoderm zur Schwanzkappe über den Rücken des Embryos erheben, während

Fig. 508.



Längsschnitt durch den Schwanzdarm eines drei Tage alten Hühnerembryos. *Dd* Entoderm; *u* Gefässdurchschnitte; *All* Allantois; *m* Mesenchymgebilde; *x* äusseres Keimblatt; *v* Amnionhöhle; *PP* Pleuroperitonealhöhle; *Hp* Somatopleura.

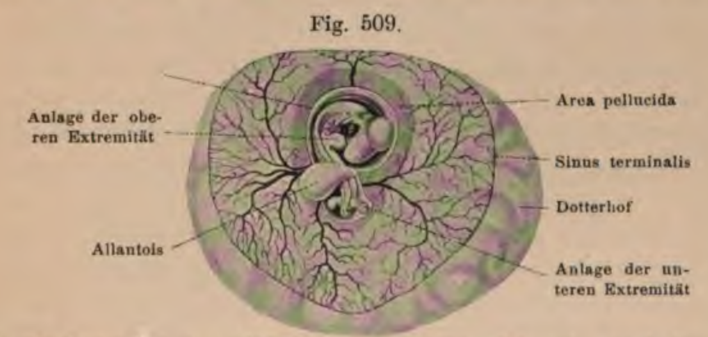
die Gebilde des Entoderms und das somatische Blatt mit den zwischen ihnen liegenden Mesenchymgebilden sich gegen die Bauchwand erheben; die früher mehr caudalwärts gelegene Falte kommt nun an die vordere Bauchwand zu liegen, und die Allantois steht in offener Verbindung mit dem Schwanzdarme; sie liegt nur als Vorwölbung in der weiten Peritonealhöhle.

Die Allantois zeigt sich später als eine an einem **Stiele** hängende Blase (Fig. 509), welche sich allmälig vergrössert und von einer Flüssigkeit erfüllt ist; der Stiel erhält die Communication der Blase mit dem Schwanzdarme; der dem Schwanzdarme zunächstliegende Theil des Stieles wird zur Bildung der **Harnblase** verwendet; die Fortsetzung liegt, nach Abschluss der Leibeswand, an der vorderen Bauchwand, ragt längs derselben zwischen die beiden Umbilical-

arterien hinein und bildet den Urachus, welcher in die offene Allantoisblase hineinzieht.

Die Blase der Allantois lässt sich leicht an Hühnerembryonen vom dritten Tage der Bebrütung an verfolgen. Die sie mit Blut versorgenden Gefässe werden anfangs von der Aorta, später von der Hypogastrica abgegeben; das abzuführende Blut sammelt sich beim Hühnchen in zwei Venen, welche sich am dritten bis vierten Tage zu einem unpaaren Stamme vereinigen und in die Dottervene einmünden. Am siebenten bis achten Tage der Bebrütung fand *Fuelleborn* perivasculäre Lymphgefässe in der Allantois. Bei ihrem weiteren Wachsthum kommt sie an die rechte Seite des Embryos zu liegen und ist von der Schalenhaut durch das dünne Chorion

Fig. 509.



Oberflächenansicht eines 110 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach *Duval.*

getrennt. Am elften Tage erfolgt die Verwachsung des Chorions mit der Allantois. In den letzten Tagen der Bebrütung umhüllt die Allantois den Dottersack und das unterdessen gebildete Eiweissorgan.

Nach *Duval* entsteht der Eiweisssack dadurch, dass sich die Allantois immer weiter distalwärts vorschiebt und auf den eingedickten Rest des Eiweisses trifft, welcher sich nach der Mitte der Brutzeit in die Gegend des spitzen Eipoles zurückgezogen hat; nun dringt sie nicht zwischen Eiweiss und Dottersack weiter vor, sondern sie bleibt der Schalenhaut enge angelagert und schiebt sich zwischen dieser und dem Eiweissreste weiter. Sie erzeugt in Folge dessen eine Falte der serösen Hülle; indem sich diese Falte schliesst, entsteht eine Höhle, welche *Duval* als fötales Organ ansah und als Placenta oder als placentares Organ beschrieb; *Hans Virchow* hat dafür

den richtigeren Namen Eiweissorgan eingeführt und es theils als festgeschlossenen Sack (Eiweisssack), theils als gänzlich offenes Feld (Eiweissfeld) gefunden. Nach *Fuelleborn* ist nur das Eiweissfeld als typisch zu bezeichnen; bei den im Brütofen entwickelten Eiern, welche auch sonst vielfache Abweichungen von den normalen Verhältnissen zeigen, trifft man aber nicht selten einen festgeschlossenen Sack.

Dieses Eiweissorgan ist nach den Untersuchungen von *Duval* und *H. Virchow* ein besonderes Organ für die Eiweissaufnahme

Fig. 510.



Nabelstrang eines dreimonatlichen menschlichen Embryos.

und ist vielleicht der Dottersackplacenta des Pferdeembryos homolog. Nach *H. Virchow* liegt das Eiweissorgan an der linken Seite des Hühnchens, und besitzt eine obere Lage cylindrischer und eine untere Lage platter Epithelzellen; er bleibt bis zum Schlusse der Bebrütung functionsfähig und wird dann mit Amnion und Allantois abgeworfen.

Bei einigen Säugern ist die Allantoisblase klein und reicht nicht an die Innenfläche des amniogenen Chorions. Bei anderen Säugern wird die Blase gross, legt sich an die Innenfläche des amniogenen Chorions an. Bei den Wiederkäuerembryonen ist

die Allantois auffallend gross. Beim Pferde tritt sie nach *Bonnet* zwischen dem 24. und 26. Tage, beim Schafe etwa am 16. Tage auf. Beim Menschen stellt sie eine an der ventralen Seite des Schwanzdarmes liegende schmale, röhrenförmige Ausstülpung vor, die nach *His* stielförmig ist; nach *Krause, Landois* und *v. Preuschen* ist auch beim Menschen im ersten Monate der Entwicklung eine freie Allantoisblase zu sehen. Die Allantoisreste sind, wie *Kölliker* aufmerksam gemacht hat, noch bei der Geburt im Nabelstrange aufzufinden (Fig. 510).

Der Entstehungsweise entsprechend ist die Allantoisblase innen von einem Cylinderepithel ausgekleidet, die äussere Oberfläche trägt eine Fortsetzung des splanchnischen Mesodermblattes, welche sich zu einer glatten Zellenlage mit Oeffnungen zwischen den einzelnen Zellen gestaltet; diese Oeffnungen entsprechen wahrscheinlich den Stomata der serösen Membranen. Die Mesenchymelemente der Darmwand erstrecken sich schon zu einer Zeit in die Allantoiswand, da noch die Allantois als ein röhrenförmiges Gebilde unterhalb des Schwanzdarmes liegt; mit diesen Mesenchymgebilden ziehen auch die Gefässe in die Wandung der Allantois hinein.

Die Pulsation der Allantois, welche man am Schlusse der Bebrütung beim Hühnchen findet, ist leicht dadurch erklärlich, dass einige dieser Mesenchymgebilde zu contractilen Elementen (glatten Muskelfasern) werden. In späteren Stadien der Entwicklung, wenn die Allantois dem Chorion anliegt, verschwindet das Epithel an der inneren Oberfläche der Allantois. *Hans Virchow* schreibt dem inneren Blatte der Allantois ebenso wie dem Amnion direct den Charakter einer Muskelhaut zu.

Während die Allantois der Sauropsiden als embryonales Athemorgan fungiert, vermittelt sie bei den höheren Säugethieren sowohl die Athmung als auch die Ernährung des Embryos. Die Allantois von Opossum ist nach *Selenka* als rudimentäres Organ zu betrachten, welches nicht mehr Athemorgan ist, wie bei den Sauropsiden, aber auch noch nicht zum Nährorgan geworden ist, wie bei den placentalen Säugethieren, sondern sie überlässt beide Processe dem Dotterkreislaufe. An diese Form schliessen sich jene Säugethiere an, welche eine stärker entwickelte Allantois besitzen, neben der aber der Dottersack noch an einem Theile der Oberfläche des Eisackes angelagert bleibt, und da hier der Dottersack während

der ganzen Embryonaldauer sein Gefässsystem behält, so liegt die Annahme nahe, dass er Nährmaterial von aussen aufnehmen und für den Fötus verwenden könne. Hieher gehören nach den Untersuchungen von *Strahl* und *Leubrecht* einige Insectivoren und Nagethiere. — Der nächsthöhere Typus findet sich bei den Raubthieren, da hier der Dottersack durch die Allantois von der Aussenfläche des Eies etwas abgedrängt wird; bei den noch höheren Säugern und beim Menschen tritt endlich der Dottersack ganz zurück, und die Ernährung des Embryos wird vollständig von der Allantois übernommen.

Die Allantoisblase bildet ferner ein Reservoir für die Allantoisflüssigkeit, welche ihr als Secret des *Wolff*'schen Körpers durch die Ausführungsgänge desselben zugeführt wird. Man findet sie bei Säugethierembryonen als gelblich gefärbte, trübe Flüssigkeit, in der *Claude Bernard, Tschernoff, Stas, Döderlein* u. A. Harnstoff, Harnsäure, Allantoin, Chloride, Phosphate und Sulphate der Alkalien, Eisen, Calciumcarbonat, Zucker und Eiweiss nachwiesen. Doch ist zu bemerken, dass diese Stoffe nicht constant in der Allantoisflüssigkeit vorkommen. Bei den Fleischfressern soll die Reaction schwach sauer, bei den Hufthieren neutral oder alkalisch sein (*Bonnet*).

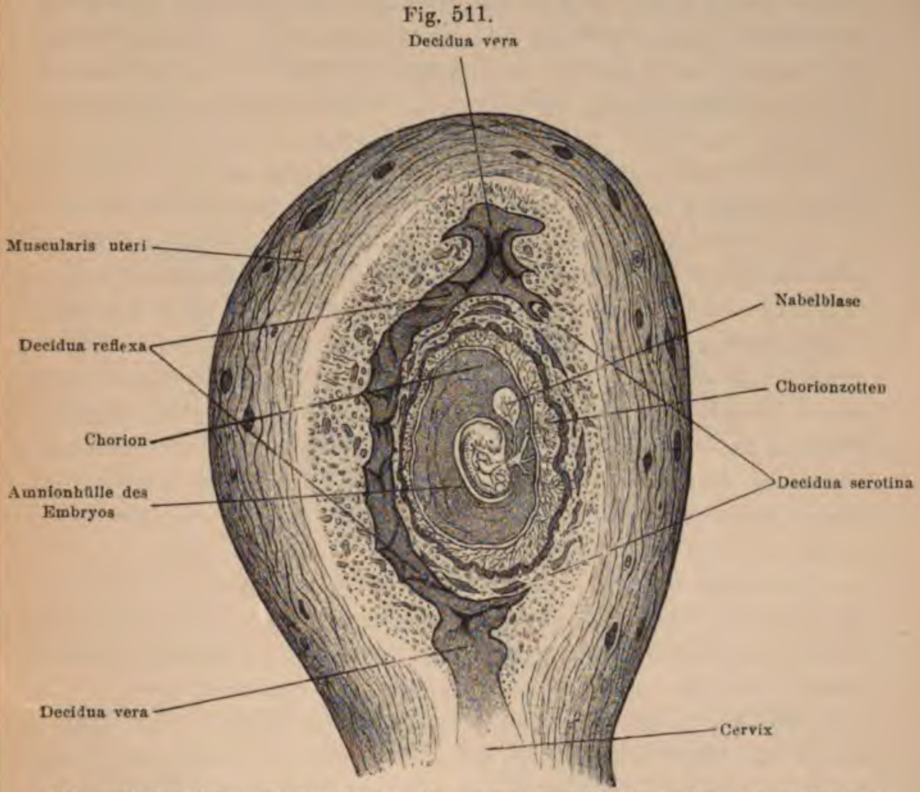
Beim Pferde enthält die Allantoisflüssigkeit fast regelmässig einige glatte, etwa 10—15 *cm* lange Gebilde von bräunlicher oder olivengrüner Farbe, welche zum Theile durch Stiele mit der Allantoiswand zusammenhängen (Hippomanes, Fohlenmilz, Fohlenbrot genannt); sie bestehen nach *Bonnet* aus einer structurlosen Grundsubstanz und nekrotischen Zellmassen, haben einen geschichteten Bau, sind mitunter von kugeligen Hohlräumen durchsetzt und enthalten viele Krystalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia; sie sind durch Einstülpung der Allantoiswand und Abschnürung der so entstandenen Falten erzeugt.

Decidua.

Die Decidua ist die verdickte Schleimhaut des Uterus, welche beim Eintreten des Eichens in die Uterushöhle gefässreicher wird und hypertrophiert. Man unterscheidet nach vollständiger Ausbildung der Eihäute eine Membrana decidua reflexa, eine

Membrana decidua serotina und eine Membrana decidua vera. Der um die ganze Eiblase herumgeschlagene Theil der Decidua bildet die Decidua reflexa; jener Theil der Decidua, welchem das Ei anliegt, heisst Decidua serotina (placentalis), und die übrige den Uterus bedeckende Decidua wird als Decidua vera

Fig. 511.



Schematischer Längsschnitt durch einen etwa fünf Wochen schwangeren Uterus des Menschen, nach *Allen Tomson*.

bezeichnet (Fig. 511). Der Raum zwischen der Decidua reflexa und der Decidua vera ist mit Schleim gefüllt; er verkleinert sich mit dem Wachsthum des Embryos.

Die Decidua reflexa, die man in neuerer Zeit auch Decidua capsularis nennt, ist nur beim Menschen und Affen vollständig ausgebildet; bei anderen Säugern (Carnivoren, Nagethiere) finden sich nur Andeutungen einer Reflexabildung. Nach *Selenka* senkt sich das

Ei der Nager und nach *Hubrecht* das Ei des Igels vollständig in die Uterusschleimhaut ein, und beim Wachsthum des Embryos wird der das Ei bedeckende Theil der Schleimhaut zur Reflexa.

Ueber die Entstehung der Reflexa beim Menschen liegen Angaben von *E. H. Weber, Sharpey, Coste, Robin, Funke, Kölliker, Reichert* u. A. vor. Die ältere Ansicht ging dahin, dass durch das Festsetzen des Eichens an der Uterusschleimhaut diese faltenartig vorgetrieben und gleichsam zurückgeschlagen wird; auf Grund dieser Vorstellung wurde dieser Theil der Decidua als Reflexa bezeichnet. Die neuere Ansicht hält die Reflexa für eine vorgebildete Falte der Decidua vera, so dass eine mit der Mündung nach der Uterinhöhle sehende Vertiefung entsteht, welche zur Aufnahme des Eichens bestimmt ist; indem sich die Ränder der Falte über dem Eichen schliessen, wird die Reflexa fertig gebildet. Entsprechend dem Wachsthum des Eichens dehnt sich die Reflexa immer mehr aus und legt sich der Vera endlich vollständig an. Durch *Coste* ist nachgewiesen worden, dass sich die Reflexa allmälig verdünnt und immer mehr durchsichtig wird, bis sie am Ende des fünften Schwangerschaftsmonates nicht mehr als eine besondere Membran erscheint; man nimmt an, dass durch Ausfüllung der Uterushöhle durch den wachsenden Embryo die Reflexa sich an die Vera anlegt und mit ihr verschmilzt.

Nach *Minot* ist aber keine Verschmelzung vorhanden, sondern die Reflexa verfällt einer hyalinen Degeneration, die schon im zweiten Monate der Gravidität beginnt und am Ende des fünften Monates zu einer vollständigen Atrophie der Reflexa führt.

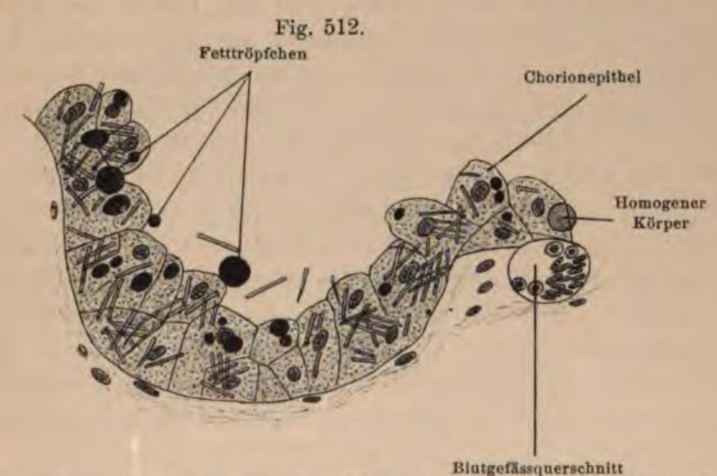
Die Decidua ist eine weiche, graue bis braune, schwammige Membran, welche in der ersten Hälfte der Gravidität an Dicke zunimmt, um dann in Folge des Druckes durch den wachsenden Embryo wieder abzunehmen. Nach *Leopold* erreicht die Decidua am Ende des fünften Monates über 1 *cm* Dicke, während sie gegen Ende des achten Monates nur mehr 1—2 *mm* dick ist. Die Oberfläche der Vera und die äussere Oberfläche der Reflexa bleiben ziemlich glatt; die innere Oberfläche der Reflexa zeigt zahlreiche Erhebungen; die Oberfläche der Serotina ist vollständig unregelmässig.

In histologischer Beziehung lassen sich an der Decidua eine oberflächliche compactere und zellenreichere Schichte und eine

tiefere schwammige oder cavernöse Schichte unterscheiden; die Hohlräume der tieferen Schichte (Areolae nach *Turner*) entsprechen den erweiterten Uterindrüsen, deren Epithel in Abstossung begriffen ist, so dass die Hohlräume vielfach von Zellen erfüllt sind (*Minot*).

Die Decidua charakterisiert sich durch sehr grosse, etwas abgeplattete, rundliche oder ovale Zellen, die meist einkernig sind, zuweilen aber zahlreiche Kerne einschliessen; nicht selten, und zwar besonders in der zweiten Hälfte der Gravidität, sind sie braun gefärbt (Deciduazellen). Nach *Leopold* treten während des fünften

Fig. 512.



Senkrechter Schnitt durch das Chorionepithel eines 30 Tage alten Eies des Schafes; Chromosmiumsäurepräparat nach *Bonnet*. Dreihundertfache Vergrösserung.

Monates der Gravidität beim Menschen in der tieferen Schichte der Decidua Riesenzellen mit vielen Kernen und verzweigten Protoplasmafortsätzen auf; sie fehlen in der Reflexa und sind in der Vera zahlreicher als in der Serotina. Die Deciduazellen des Kaninchens sollen glykogenhaltig sein. *Langhans, Hennig* u. A. hielten die Deciduazellen für Abkömmlinge von Leukocyten; *Frommel, Overlach* und *Walker* schrieben ihnen einen epithelialen Ursprung zu, während *Minot, Hegar* und *Leopold* sie als metamorphosierte Bindegewebszellen ansehen.

* * *

In den ersten Wochen der Trächtigkeit werden die sogenannten Uterindrüsen länger und schlängeln sich; die Mündungen erweitern

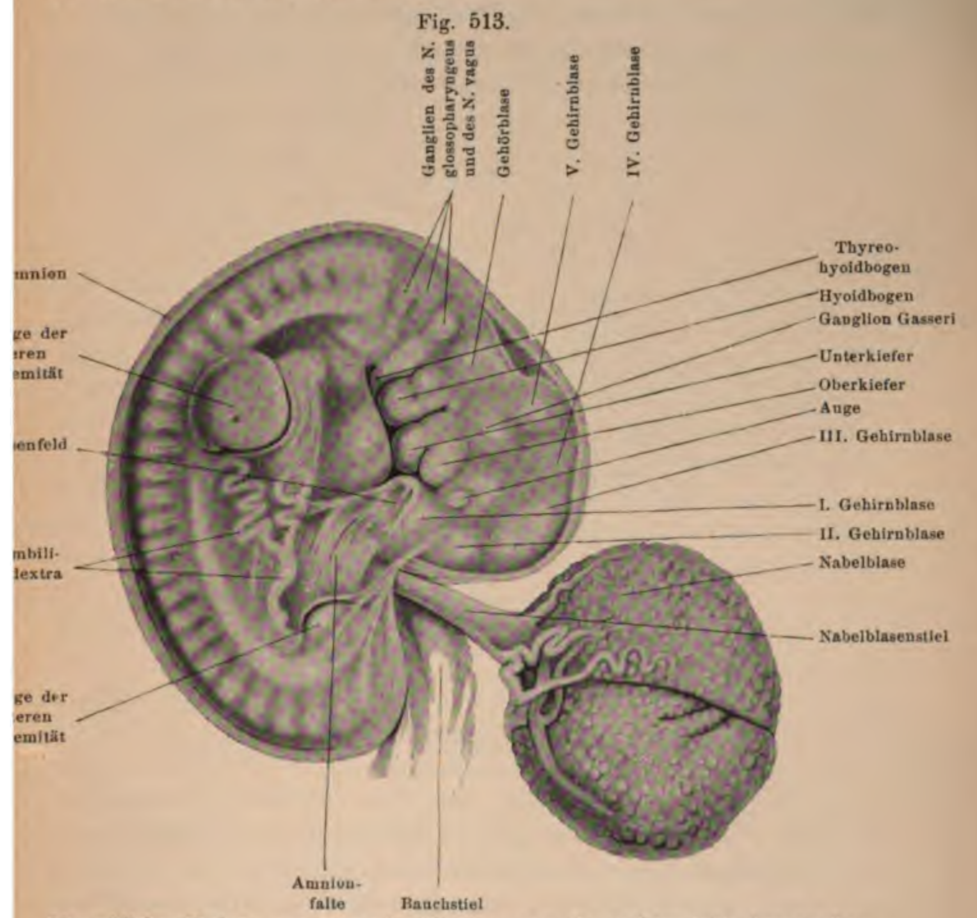
sich und die ganze Schleimhaut bedeckt sich mit einer zur Ernährung des Eies dienenden eiweisshaltigen Flüssigkeit, die bald an zelligen Bestandtheilen arm ist, bald aber eine an zellig zerfallenden Leukocyten und stäbchenförmigen Eiweisskrystalloiden reiche Emulsion darstellt und als Uterinmilch bezeichnet wird. Nach *Bonnet* wird beim Schweine die in den Uteringruben befindliche eiweisshaltige Flüssigkeit durch Veränderung des Uterinepithels geliefert; unter Auflösung des Kernchromatins bilden deren Kerne zusammen mit spärlichen fetthaltigen Leukocyten die geformten Bestandtheile der Uterinmilch. Bei den Wiederkäuern besteht die Uterinmilch anfangs aus einer serösen Flüssigkeit mit massenhaften, degenerierenden Leukocyten; sie erfüllen die Mündungsstücke der erweiterten Uterinschläuche und infiltrieren die ganze Uterinschleimhaut. Ausserdem wird, wie *Bonnet* annimmt, auch im Uterusepithel, das sich hier erhält und nicht fettig degeneriert, Fett in kleinen Tröpfchen ausgefällt, und man findet sowohl in der Uterinmilch wie auch im Chorionepithel massenhaft stäbchenförmige Eiweisskrystalloide. Später, etwa von zwei Monaten ab, werden die Leukocyten spärlicher, und es treten die grösseren Eiweissklumpen stärker hervor, welche aus der Verschmelzung von Uterinepithelzellen hervorgegangen sind und Chromatintröpfchen erhalten. Fett und Chromatin werden von den Chorionepithelzellen aufgenommen und sind darin nachweisbar.

Bauchstiel und Nabelstrang.

Als Bauchstiel bezeichnet man nach *His* jenen dicken Strang, welcher schon bei sehr jungen Embryonen die Verbindung zwischen Embryo und Chorion herstellt; er geht dicht unterhalb des Nabelschlitzes (Fig. 513) von der vorderen Leibeswand ab, biegt sich vor dem stumpf auslaufenden Beckenende des Körpers unter scharfem Winkel ab, um sich nach kurzem Verlaufe in das Chorion zu inserieren. Seine Hauptmasse ist ein lockeres Bindegewebe mit einigen glatten Muskelzellen; seine dorsale Fläche ist vom Ektoderm überzogen; die ventrale Hälfte umschliesst den Allantoisgang und die Umbilicalgefässe. Nach *His* ist der Bauchstiel der Ausdruck einer primären, niemals unterbrochenen Verbindung zwischen dem Embryo und der Keimblase.

Der Bauchstiel ist seinem Aufbaue nach die Fortsetzung der Rumpfanlage; der Allantoisgang ist der nach vorne umgebogene Endschenkel des Eingeweiderohres, und die Umbilicalarterien sind die Endschenkel der Aorten.

Fig. 513.

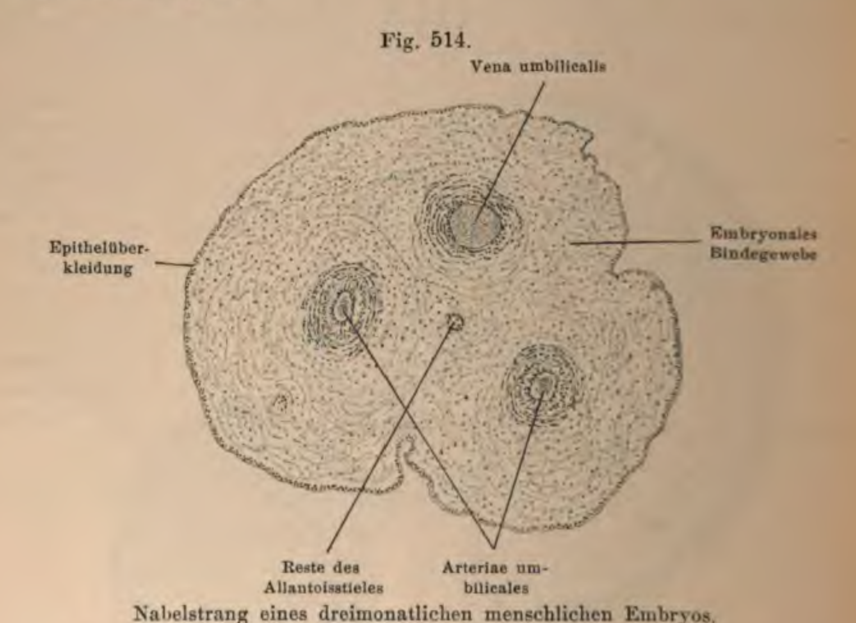


Menschlicher Embryo von etwa vier Wochen, von der rechten Seite her gesehen, nach *His*.

Der Bauchstiel ist als ein Vorlaufsgebilde des Nabelstranges anzusehen; nach *His* erfolgt seine Umwandlung zum Nabelstrang dadurch, dass sich die beiden lateralen Abschnitte ventralwärts einbiegen und der Länge nach mit einander verwachsen; dadurch wird zwischen ihnen eine Höhle eingeschlossen, welche die Fort-

setzung der Leibeshöhle ist, und in welche der Stiel der Nabelblase mit aufgenommen wird. Der Anfangstheil der Höhle ist so geräumig, dass die Schlingen des Mesenterialdarmes darin Aufnahme finden. Indem sich so der Bauchstiel zum Rohre schliesst, kommen an dessen ventraler Seite auch die Ränder der ektodermalen Bekleidungen zusammen und verwachsen miteinander. Die Darmschlingen treten erst am Ende der achten Woche beim Menschen aus dem Bauchstiel vollständig aus.

Fig. 514.



Nabelstrang eines dreimonatlichen menschlichen Embryos.

Der Nabelstrang stellt den Weg für die vom Fötus zur Placenta ziehenden Gefässe dar. Er besteht aus zwei Nabelarterien, aus einer Nabelvene, aus dem Urachus, aus den Resten der Omphalomesenterialgefässe und des Allantoisstiels (Fig. 514), sowie aus der Nabelstrangscheide, welche mit einander durch Gallertgewebe (*Wharton*'sche Sulze) vereinigt sind. Bei den Wiederkäuern und den Fleischfressern ist die Nabelvene doppelt, und erst vom Nabelringe an wird sie unpaar. Beim Pferde zerfällt der Nabelstrang in zwei Abtheilungen: in den fötalen, bis zum Amnion reichenden Theil, und in den peripheren, im Allantoissacke gelegenen Theil, an dessen Beginn die Mündung des Urachus

(Urachustrichter) liegt. Bei den Wiederkäuern und den Fleischfressern ist der Nabelstrang viel kürzer als beim Pferde. Die Reste der Omphalomesenterialgefässe sind mitunter im Nabelstrang des Menschen, regelmässig aber in dem der Hunde zu finden.

Zu Ende der sechsten Woche des menschlichen Embryonallebens ist der Nabelstrang noch nicht gewunden; die Windungen beginnen in der siebenten Woche und gehen meist nach links. Am Ende des Embryonallebens sind etwa 30 Windungen vorhanden (*L. A. Neugebauer*).

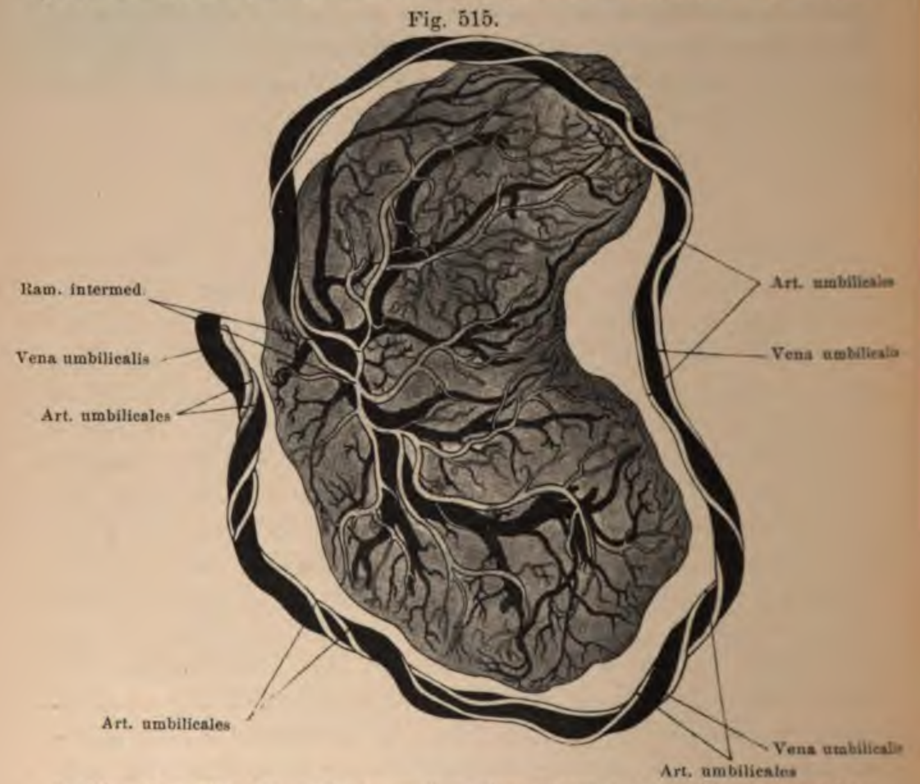
Die Bildung der Placenta.

Bei den niederen Säugern, deren Embryonen nur kurze Zeit im Uterus verweilen, genügt das in der Uterinhöhle befindliche Secret, um die anfangs im Uterus frei beweglichen und späterhin sich locker mit der Uteruswand verbindenden Eier zu ernähren. Bei den höheren Säugern, bei denen eine enge Verbindung zwischen Ei und Uteruswand durch die Bildung einer Placenta zu Stande kommt, findet ein Uebergang von Nährmaterial von den Gefässen der Mutter zu denen des Fötus statt; dazu kann noch weiterhin eine Abgabe von Nährmaterial aus den Uterindrüsen kommen, indem nach *Strahl* beim Maulwurfe die Ausführungsgänge der unter der Placenta liegenden Drüsen die Placenta durchsetzen und ihr Secret an die Placentaroberfläche bringen, und nach *Lüsebrink* bei den Raubthieren die Zotten in die unterhalb der Placenta liegenden Uterindrüsen eindringen. Ausserdem können durch die Chorionzotten des Fötus corpusculäre Elemente der Mutter aufgenommen werden, theilweise lymphoide Zellen aus der Uterinmilch, theilweise Elemente aus Blutextravasaten.

Die menschliche Placenta ist aus zwei Theilen zusammengesetzt, welche ein System unregelmässig gestalteter, unter einander zusammenhängender Räume (intervillöse Räume) begrenzen, und von denen die der Uteruswand anliegende Schichte (Placenta materna s. decidualis) dunkel gefärbt und von vielen Furchen durchzogen, in unregelmässige, durch bindegewebige Scheidewände (Septa placentae) von einander getrennte Felder getheilt ist, während die andere Schichte eine hellgraue Farbe besitzt, von einer durchsichtigen Haut, dem Amnion, überkleidet ist und

starke, vielfach gewundene Gefässstämme trägt (Fig. 515), welche vom Nabelstrange auf sie übergehen (Placenta foetalis s. chorialis). Die Arterien liegen der Oberfläche näher als die Venen. Die Insertion des Nabelstranges ist bald central, bald excentrisch, bald ganz ausserhalb der Placenta; man spricht im letzteren Falle von

Fig. 515.

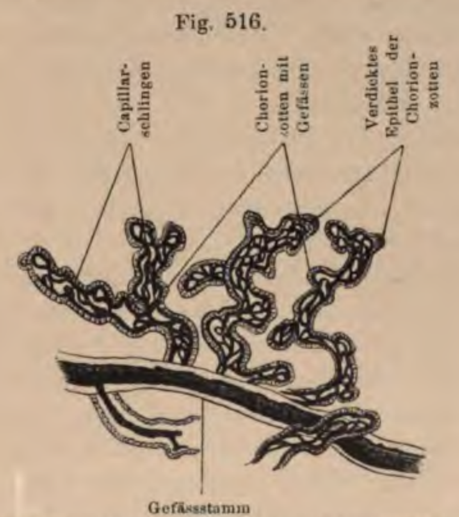


Ansicht einer Placenta nach einem Corrosionspräparate von *Hyrtl*, gezeichnet nach *C. Heitzmann.*

einer Insertio velamentosa. Die intervillösen Räume, die in ihrer Gesammtheit als Placentarraum bezeichnet werden, sind als Blutsinus anzusehen, in welche die Uterinarterien ihr Blut ergiessen und aus welchen die an der Grenze der mütterlichen Placenta liegenden Uterinvenen das Blut wieder abführen. In diesen Räumen erfolgt die Berührung der fötalen Gefässwandungen mit dem mütterlichen Blute, indem hierhin die büschelförmig verzweigten Zotten des Chorions hineinhängen und vom mütterlichen Blute umspült werden.

Die von einem anfangs gallertigen, später fibrillären Gewebe gebildeten Zotten sitzen auf einer derben Membran (Membrana chorii) auf und senken sich mit ihren Haupästen (Haftwurzeln) in den mütterlichen Theil der Placenta fest ein; die von ihnen ausgehenden, frei in die intervillösen Räume hineinhängenden Zweige werden nach *Kölliker* als freie Ausläufer bezeichnet. Jede Zotte erhält von der Umbilicalarterie ein Gefäss, welches sich, der Verzweigung entsprechend, in kleinere Aeste auflöst und Capillarnetze

Fig. 516.



Gewebe der frischen Placenta, in 0·6% Kochsalzlösung zerfasert.

unmittelbar unter dem Zottenepithel bildet (Fig. 516), von denen das Blut wieder in einem einzigen Hauptstamme gesammelt und abgeführt wird.

Die Placenta entsteht aus der Decidua serotina, und zwar aus der oberflächlichen Schichte derselben, indem die Zotten des Chorion frondosum sich in sie hineinsenken. Der mütterliche Theil der Placenta wird somit von der Serotina, der fötale Theil von den Chorionzotten geliefert; ihr erstes Auftreten fällt in den Beginn der neunten Woche. Die Trennung zwischen der oberflächlichen und der tiefen Schichte der Serotina bleibt bis zur Geburt erhalten, indem ein Theil der tieferen spongiösen Schichte bei der Geburt zurückbleibt; der abgestossene Theil der Serotina bildet eine dünne Membran von 0·5 bis 1 *mm* Dicke (Basalplatte, nach *Winkler*);

die Basalplatte sendet bindegewebige Septa zwischen die Büschel der Chorionzotten hinein und trennt sie in einzelne Zottenbäumchen (Cotyledonen) ab.

An der Basis des Chorion frondosum findet die Vereinigung der drei Abschnitte der Decidua statt, und hier kommt es zu einer Verdickung der Decidua, in welcher weite Venenstämme liegen, die am Rande der Placenta mit einander zusammenhängen und den Randsinus (Randgefäss) bilden; sie stehen mit den Bluträumen zwischen den Chorionbäumchen in Verbindung. Die Chorionzotten erhalten ihr Blut von den kindlichen Gefässen, welche auf der fötalen Fläche der Placenta eintreten, und hängen gleichsam in die cavernösen Bluträume hinein.

Das Einwuchern der Chorionzotten in die Uterindrüsen erfolgt beim Menschen schon während der ersten Woche, indem sie in die Drüsenmündungen hineinwachsen und mit dem Drüsenepithel dauernd verschmelzen (*Selenka*).

Ueber die Herkunft des Zottenepithels sind die Ansichten noch getheilt. *Langhans* und *Leopold* leiten es in Uebereinstimmung mit *Kölliker* vom Chorion her, *Ercolani* und *Turner* lassen das Chorionepithel durch ein von der Serotina abstammendes Epithel ersetzt werden. Nach den Arbeiten von *Katschenko, Kupffer, Spee, Keibel* u. A. besteht bei vierwöchentlichen menschlichen Embryonen das Chorionepithel aus zwei Schichten, deren tiefere Lage aus cubischen Zellen besteht, und deren obere Lage eine vielkernige Masse ohne deutliche Zellgrenzen darstellt; die tiefere Lage verdickt sich stellenweise zu besonderen Zellknoten. Nach *Hertwig* ist das bindegewebige Gerüst des Chorion frondosum mit einem fötalen, von der serösen Hülle abstammenden Epithel und mit einer dünnen Schichte mütterlichen Gewebes überzogen.

Langhans beschrieb an der oberen Fläche der intervillösen Räume in der menschlichen Placenta eine feinkörnige, leicht gelbliche Masse aus Zerfallsproducten von rothen Blutkörperchen und Blutfaserstoff bestehend, welche sich mit einer aus einer Lage grosszelligen Gewebes an der uterinwärts gerichteten Fläche des Chorions entstehenden lamellösen Masse zu dem sogenannten canalisierten Fibrin verbindet. *Ackermann* leitet dessen Entstehung auf die grossen Zellen der Serotina zurück; diese Zellen liefern nämlich ein anfangs homogenes, glänzendes Secret, welches bald eine

zuerst sehr spärliche, allmälig aber immer dichter werdende fibrilläre Zerklüftung zeigt und schliesslich in eine zahllose Menge feinster, dicht verfilzter Fibrillen übergeht. Das zunächst homogene Fibrin nimmt unter gleichzeitig vorschreitender Fibrillenbildung namentlich am Chorion eine lamellöse Beschaffenheit an, und die Lamellen gehen eine sehr regelmässige, der Flächenausbreitung des Chorions parallele Richtung ein. Inzwischen aber vollzieht sich auch an den Zellen eine Reihe von Veränderungen, indem ihre Begrenzung unregelmässiger, ihr Protoplasma glänzender wird, um in kleinere und grössere Schollen und Tropfen zu zerfallen, welche sich ebenso wie die gleichzeitig degenerierenden Kerne zwischen den Lamellen anhäufen. Die so entstandene Masse zeigt die *Weigert'*sche Fibrinreaction und auch die von *Recklinghausen* für das Hyalin angegebenen Reactionen (*Ackermann*). Das canalisierte Fibrin unterliegt nicht selten einem Verkalkungsprocesse, so dass balkenartige oder netzartige Kalkablagerungen in der Serotina auftreten, in deren Maschen noch die grossen Deciduazellen zu erkennen sind.

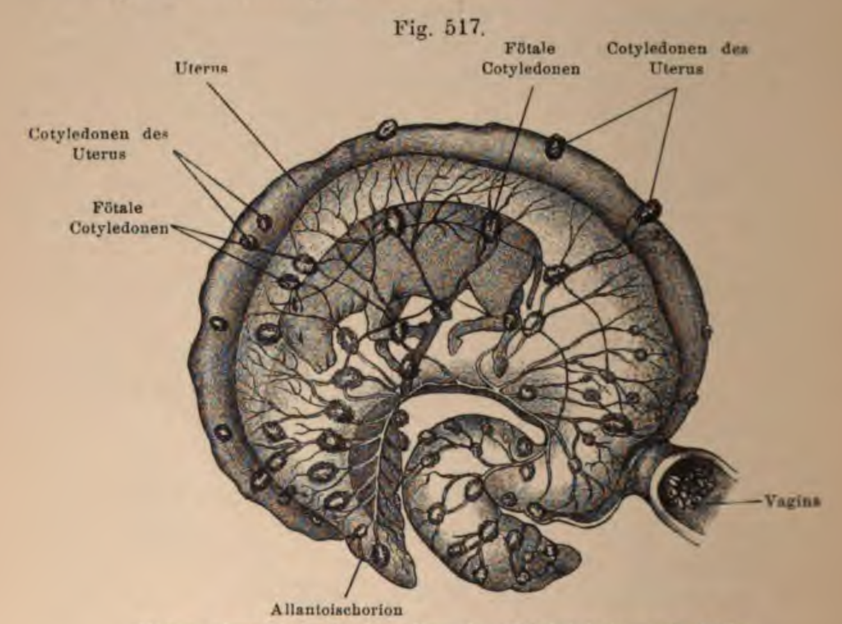
Die Septa der Placenta reichen in der Mitte der Placenta mit ihrem Rande nicht bis zum Ursprunge der Zotten heran; nur am Rande der Placenta stossen die Septa unmittelbar an die Membrana chorii an und verbinden sich in einer peripheren Zone zu einem dünnen, fest anliegenden, von den Ursprüngen der Zotten durchbohrten Gewebe, welches man nach *Waldeyer* als subchorialen Schlussring (Decidua placentalis subchorialis nach *Kölliker,* Schlussplatte nach *Winkler*) bezeichnet.

An der äusseren Oberfläche der Placenta, welche der Uteruswand anliegt, sind Muskelfasern aufgefunden worden (*Ecker, Jassinsky*).

Bevor die beiden Nabelarterien an die Placenta herankommen, gehen sie gewöhnlich eine Anastomose mit einander ein, entweder durch einen Verbindungsast oder dadurch, dass sie sich für eine kurze Strecke zu einem gemeinsamen Gefässe vereinigen (per coalitum), oder dass beide Arterien an einer Wand verwachsen und sich an der Verwachsungsstelle eine Oeffnung bildet (per dehiscentiam). Nach ihrem Eintritte erweitern sich die Arterien ziemlich regelmässig entweder in diffuser Weise oder in längerer Ausdehnung oder an einer circumscripten Stelle. In der Nähe des Randes senken

sich meist keine Arterien ein; die in den übrigen Partien der Placenta in die Tiefe tretenden Gefässe zeigen eine scharfe, fast rechtwinkelige Knickung und einen spiraligen Verlauf; sie schwellen beim Eintritte in die Cotyledonen etwas an. Jeder einzelne Cotyledo erhält eine bis drei unter einander nicht anastomosierende Arterien. In den Cotyledonen folgen die Venen gewöhnlich dem Verlaufe der Arterien, während die erste Theilung der Venen nicht mit der Theilung der Arterien gleichmässig läuft.

Fig. 517.



Uterus einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeit, nach *Colin*.

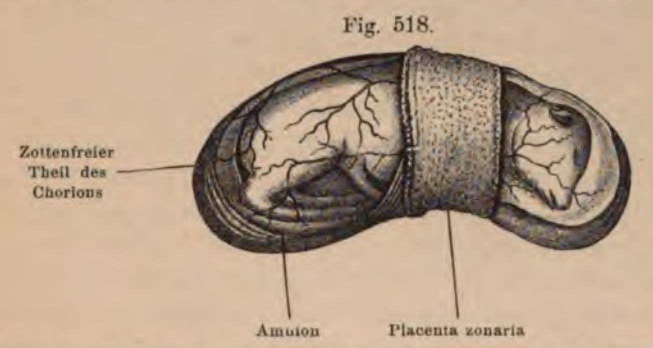
Jungbluth beschreibt an der dem Amnion dicht anliegenden Schichte der fötalen Placentargefässe kleinste Arterien, welche durch Capillaren mit Venen zusammenhängen (Vasa propria); sie communicieren mit den Nabelschnurgefässen und fehlen am reifen Fötus. Eine directe Verbindung zwischen den Arterien und Venen sah *Hyrtl* besonders häufig auf der sich zurückbildenden Placenta succenturiata.

Nach *Spiegelberg* misst die ganze menschliche Placenta durchschnittlich 13·5—18·9 *cm* im Längendurchmesser und 1·5—1·75 *cm* im Dickendurchmesser; ihr Gewicht beträgt im Durchschnitte 500 *g*.

Die Placenta ist zu Beginn des dritten Embryonalmonates 10 *g* und am Ende desselben 36 *g* schwer; im vierten Monate beträgt das Gewicht 80 *g*, im fünften Monate 180 *g*, im sechsten Monate 280 *g*, im siebenten Monate 380 *g*, so dass also bis zur 28. Woche das Gewicht monatlich um etwa 100 *g* zunimmt; im achten Monate steigt es um 60 *g*, im neunten Monate um 40 *g* und im zehnten Monate nur mehr um 10 *g*.

Bei den niederen Säugethieren (Monotremen und Marsupialiern) bildet sich keine Placenta; man stellt sie deshalb als Aplacentalia den übrigen Säugethieren, den Placentalia, gegenüber. In den übrigen Thierclassen bildet sich nur in einzelnen Fällen ein physio-

Fig. 518.



Embryo eines Hundes mit den Eihüllen, gegen Ende der Trächtigkeit, nach *Bonnet*.

logisch ähnlich functionierendes Organ, so bei manchen Haien und bei den Salpen, mit scheibenförmiger Gestalt: da diesen Thieren eine Allantois fehlt, so haben wir es hier mit einer Dottersackplacenta zu thun. Die placentalen Säugethiere zerfallen nach der Form der Placenta in drei Gruppen; bei der ersten Gruppe (Hufthiere, Cetaceen und Edentaten) bilden sich ringsum Zotten (Villiplacentalia, Fig. 517), bei der zweiten Gruppe (Raubthiere, Elefant) zeigt die Placenta die Form eines Gürtels (Zonoplacentalia, Fig. 518), und bei der dritten Gruppe, zu welcher neben dem Menschen die Affen und die Halbaffen (mit Ausnahme einiger Lemurinen, bei denen das Chorion nach *Milne-Edwards* allseits von Zotten besetzt ist), die Cheiropteren, die Insectenfresser und die Nagethiere gehören, ist die Placenta scheibenförmig (Discoplacentalia). Die Zonoplacentarier und die Discoplacentarier stossen bei

der Geburt die Decidua ab und werden als Deciduata bezeichnet; die Thiere mit einer Zottenplacenta stossen keine Decidua ab und heissen deshalb Indeciduata.

Der Mangel einer Placenta bei den Marsupialiern und den Monotremen bringt es mit sich, dass diese Thiere frühzeitig gebären; so trägt das Riesenkänguruh nur 34 Tage und bringt einen blinden nackten Embryo von etwa Zolllänge mit kaum sichtbaren Extremitäten zur Welt, der in den Beutel gebracht wird, sich hier festsaugt und acht bis neun Monate verbleibt.

Nicht selten kommen mehrere Nebenplacenten vor, die man als Placentae succenturiatae zu bezeichnen pflegt. Sie entstehen dadurch, dass sich die Zotten nicht an einem Orte, sondern an zwei oder mehreren Stellen anordnen; es entstehen dann eine Hauptplacenta und eine oder mehrere Nebengebilde, welche meist durch Substanzbrücken, seltener blos durch Gefässe mit einander verbunden sind. Es kann die Nebenplacenta auch stellenweise mit der Hauptplacenta verschmelzen, der freibleibende Zwischenraum ist dann nur von zottenfreiem Chorion gebildet, so dass gleichsam ein Fenster in der Placenta erscheint; man spricht dann von einer Placenta fenestrata.

Die Kaninchenplacenta zerfällt von der dem Fötus zugewandten Seite her nach *J. Mauthner* durch viele sich kreuzende Furchen in mehrere einzelne Läppchen, von denen jedes vollkommen sämmtliche Gebilde der Placenta des Menschen birgt; die Bluträume sind beim Kaninchen eng und fein wie Capillaren. *Mauthner* zeigte, dass diese von den Räumen der mütterlichen Placenta des Menschen nicht verschieden sind, obgleich sie auf den ersten Blick so ausserordentlich different zu sein scheinen. In beiden Fällen entbehren die mütterlichen Bluträume besonderer Wandungen und werden vom Zottenepithel begrenzt.

Wird in den engen Bluträumen der Kaninchenplacenta der Blutdruck verstärkt, so werden die Blutbahnen erweitert, die aus Zottenepithel gebildeten Substanzbrücken werden rareficiert und reissen. Einzelne Zotten werden sogar von einander getrennt und dann, wie beim Menschen, vom mütterlichen Blute umspült. Es ist ferner nicht unwahrscheinlich, dass sich auch beim Menschen aus dem Zottenepithel der Placenta foetalis Verbindungsbrücken bilden, und dass sich hier in ähnlicher Weise, wie beim Kaninchen, die Blutbahnen abgrenzen.

Nach den Angaben von *Eschricht* sollen beim Schweine, Delphine und den Wiederkäuern zweierlei Zotten auf der Oberfläche des Chorions vorkommen, die einen sind blumenkohlförmig, die anderen kolbenförmig.

* * *

Die Placenta ist das Ernährungsorgan und das Respirationsorgan des Säugethierembryos; hier findet die Aufnahme der Nährsubstanzen aus dem mütterlichen Blute in das fötale Blut, wahrscheinlich die Abgabe verbrauchter Stoffe an das mütterliche Blut und der Gaswechsel zwischen dem Blute des Fötus und der Mutter statt. Das fötale Blut nimmt aus dem mütterlichen Blute Sauerstoff auf, und gibt Kohlensäure an dasselbe ab. Solange die Placentarcirculation intact ist, geht die Placentarathmung regelmässig vor sich, dem Fötus wird genügend Sauerstoff zugeführt, er macht keine Athembewegungen, er ist somit im Zustande der Apnoë; wenn aber die Placentarcirculation behindert wird, z. B. durch Compression der Nabelschnur, so macht der Fötus Respirationsbewegungen.

In Bezug auf die Ernährung des Fötus ist anzunehmen, dass durch die Zotten hindurch auf dem Wege der Endosmose die Nährstoffe von den mütterlichen Bluträumen in die Gefässe des Fötus übergehen. Es ist auch die Möglichkeit, dass corpusculäre Elemente von der Mutter auf die Frucht übergehen, zuzugeben. *Reitz* und *Perls* wiesen dies für Zinnober, *Mars* für Fett, *Pyle* für Ultramarin nach. Für unsere Auffassung der Ernährung des Embryos ist der Nachweis sehr wichtig, dass gelöste Stoffe von der Mutter auf die Frucht übergehen, wie es für Phosphorsäure, Jodkalium, Salicylsäure, Benzoësäure, Kupferacetat, Ferrocyankalium, Bromkalium, Kaliumchlorat, Chinin, Zucker, Kohlenoxyd, Quecksilber und andere Stoffe sichergestellt ist (*Clouet, Schauenstein, Zweifel, Runge, Cohnstein, Zuntz, Fehling, Porak* u. A.).

Die Function der Placenta als Athmungsorgan bringt es mit sich, dass die Blutcirculation durch die Lungen des Fötus unbedeutend ist, weil diese noch unthätig sind. Das aus der Placenta kommende, Sauerstoff enthaltende Blut gelangt, mit dem Venenblut der unteren Körperhälfte gemischt, durch die Cava inferior zum Herzen, tritt hier in den rechten Vorhof, von da durch das Foramen ovale in den linken Vorhof und wird durch die linke Kammer in das

Anfangsstück der Aorta getrieben, von der aus es zum Kopfe und zu den oberen Extremitäten abfliesst; nur ein kleiner Theil dieses Blutes tritt in die absteigende Aorta, welche ihr Blut nicht aus der linken, sondern aus der rechten Kammer erhält, in welche die Cava superior das Blut vom Kopfe und von den oberen Extremitäten hingeführt hat; von der rechten Kammer tritt das Blut durch den Stamm der Lungenarterie und den Ductus Botalli in die absteigende Aorta und in die Nabelarterien ein. Der Kopf erhält somit ein sauerstoffreicheres Blut, während die unteren Extremitäten und die Nabelarterien von mehr venösem Blute versorgt werden. Die Organe werden sohin mit ungleich gemengten Blutarten ernährt, wobei die obere Körperhälfte bevorzugt ist; aber auch diese erhält kein rein arterielles Blut.

Mit dem ersten Athemzuge und mit der Loslösung der Placenta von dem Mutterboden ändern sich die Verhältnisse. Die beiden Communicationen der arteriellen und des venösen Kreislaufgebietes, der Ductus Botalli und der Ductus Arrantii, verlieren ihre Function, die Nabelgefässe veröden, die Lungenarterien und die Lungenvenen weiten sich aus; die Lungenvenen des Embryos führen demnach venöses Blut, die der Erwachsenen aber arterielles Blut. Der Ductus Botalli wird in Folge von bindegewebigen Wucherungen an der Innenwand zum Ligamentum arteriosum (Ende der zweiten Woche des Extrauterinlebens), die Nabelarterien werden zu dicken bindegewebigen Strängen, den Ligamenta vesicoumbilicalia lateralia, und der Rest der Nabelvene bleibt als Ligamentum teres hepatis. Diese Veränderungen im Kreislaufgebiete werden dadurch bedingt, dass die Respiration den venösen Blutstrom nach der Lunge ablenkt. Mit der Geburt theilt sich die in der Placenta vereinigt gewesene Function der Ernährung und der Athmung; erstere fällt dem Darmcanale, letztere der Lunge zu.

REGISTER.

A.

B.

C.

D.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

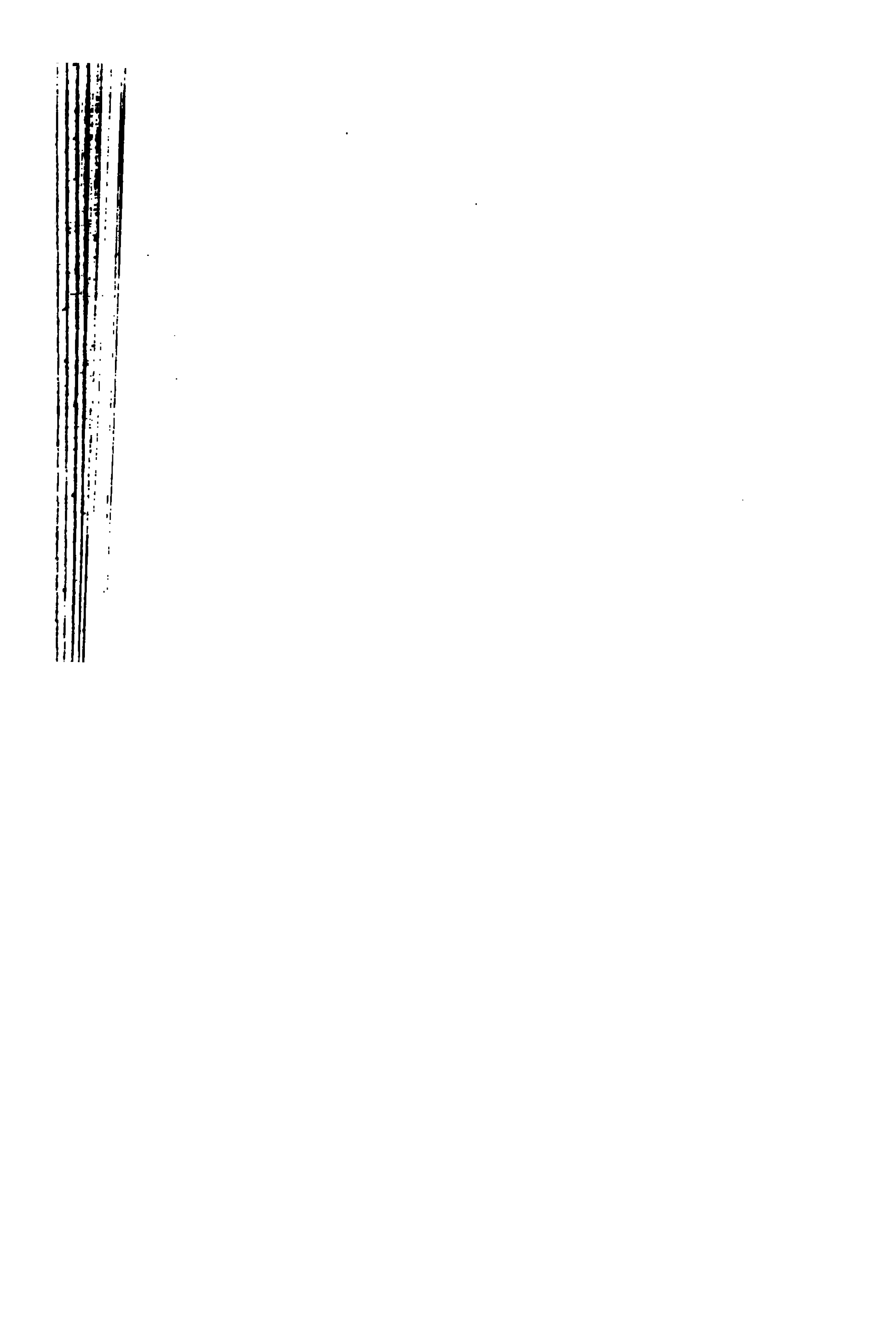
P.

R.

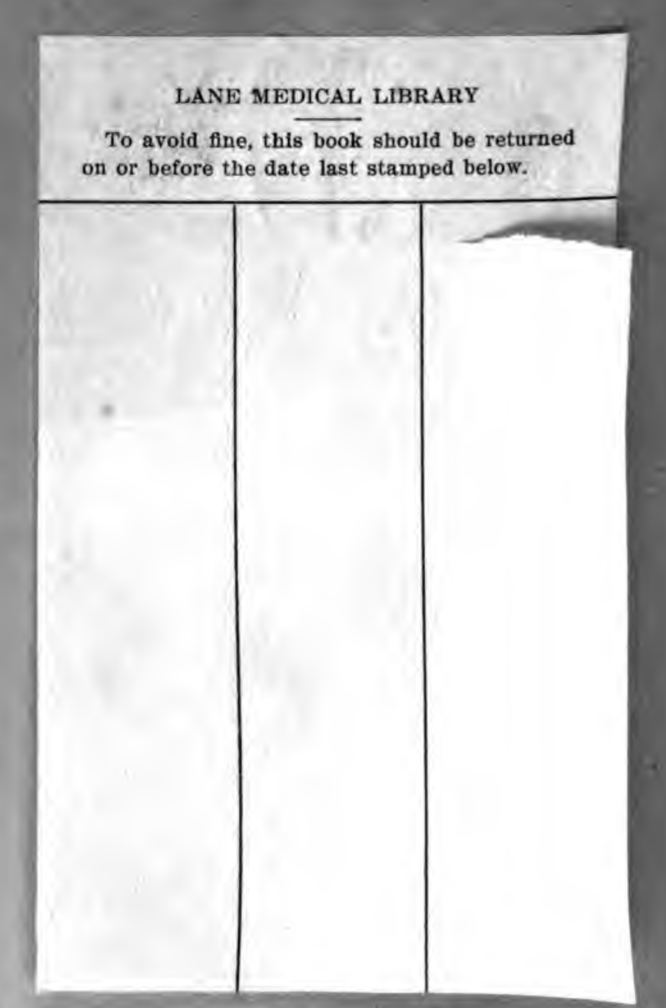
S.

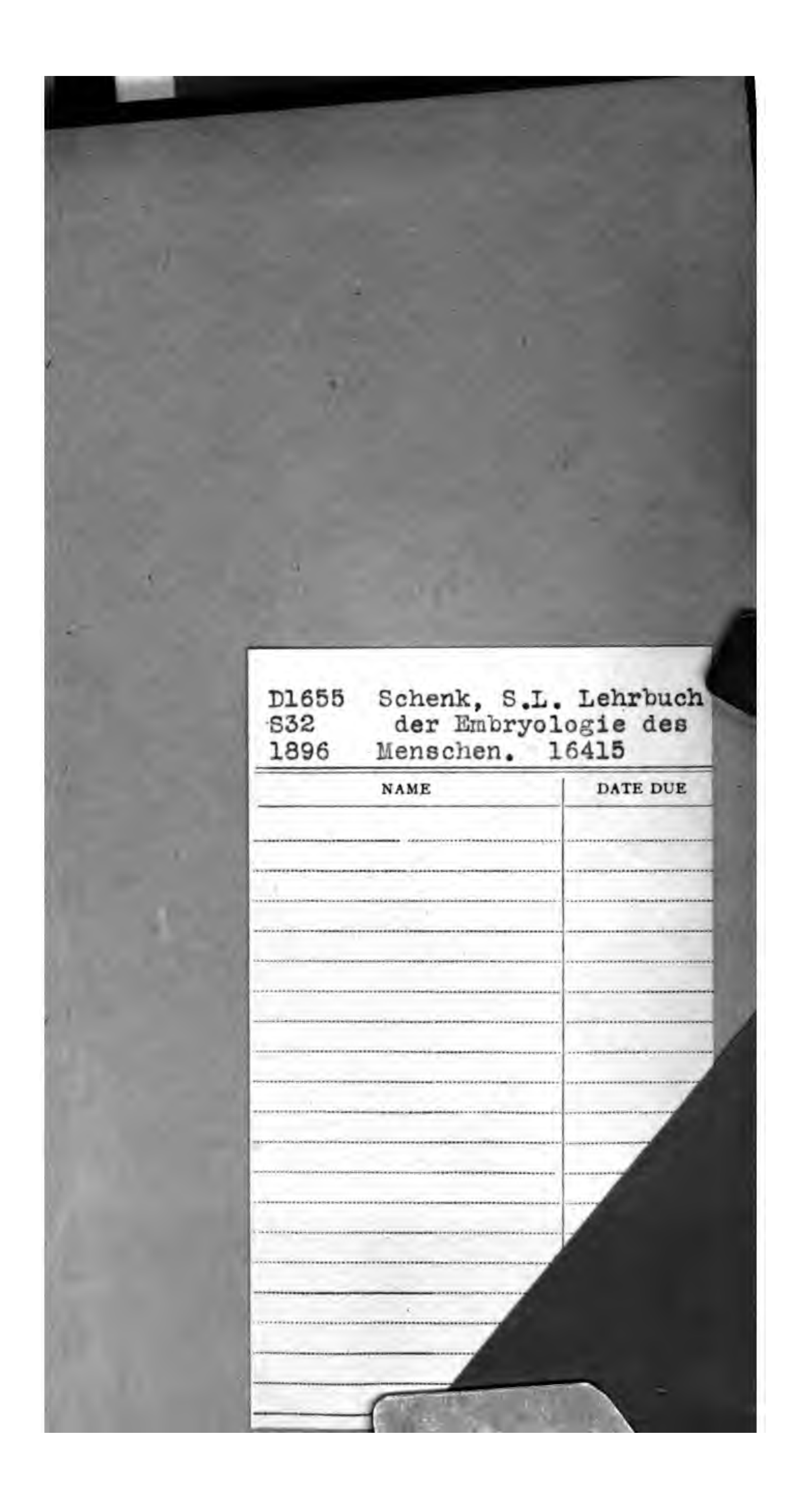
Z.











D1655 Schenk, S.L. Lehrbuch
S32 der Embryologie des
1896 Menschen. 16415
NAME
DATE DUE